

VISIT...

LANZAROTE
Caliente.COM

Российская академия наук
Уральское отделение
Коми научный центр
Институт биологии

А.С. Стенина

**ДИАТОМОВЫЕ ВОДОРОСЛИ
(BACILLARIOPHYTA)
В ОЗЕРАХ ВОСТОКА
БОЛЬШЕЗЕМЕЛЬСКОЙ ТУНДРЫ**

Сыктывкар 2009

УДК 582.261.1 (1-924.81)
ББК 28.591 (231)

Стенина А.С. Диатомовые водоросли (Bacillariophyta) в озерах востока Большеземельской тундры. – Сыктывкар, 2009. – 176 с. – (Коми НЦ УрО РАН).

В монографии обобщены результаты многолетних исследований современных диатомовых водорослей в озерах восточной части Большеземельской тундры на ненарушенных хозяйственной деятельностью территориях Республики Коми и Ненецкого автономного округа. Дана общая характеристика диатомовых комплексов фитопланктона, фитоперифитона и фитобентоса по основным группам водоемов. Проведен анализ таксономической, экологической, географической структур видового состава и их особенностей в разных точках исследования. Впервые приводится обобщенный список диатомовых водорослей, включающий 622 таксона рангом ниже рода, с указанием обилия по районам исследований, экологических, биогеографических и сапробиологических характеристик.

Книга рассчитана на альгологов, гидробиологов, ботаников широкого профиля и может служить справочным пособием также для экологов, палеонтологов и студентов.

Табл.: 26. Ил.: 21. Библиогр.: 234 назв.

Ответственный редактор
д.г.-м.н. Э.И. Лосева

Рецензенты
к.г.-м.н. Т.И. Марченко, к.б.н. Б.Ю. Тетерюк

ISBN 978-5-89606-396-4

© А.С. Стенина, 2009
© Институт биологии
Коми НЦ УрО РАН, 2009

ОТ РЕДАКТОРА

А.С. Стенина – известный исследователь современной альгофлоры европейского Северо-Востока. Много лет она плодотворно изучает пресноводные сообщества диатомовых водорослей и посвятила им сотни публикаций. Ее работы охватывают широкий диапазон водных экосистем – это и озера, и болота, и ручьи, и реки, и мелкие временные водоемы – как не испытывавшие влияния человека, так и подвергшиеся антропогенному воздействию.

В этой книге сведены воедино материалы по естественным озерам, что позволило получить характеристику озерных комплексов диатомей в целом и установить ряд закономерностей их распространения в регионе. Здесь представлены материалы по труднодоступным районам восточной части Большеземельской тундры (бассейны рек Коротайхи, Воркуты, Кары, Усы, Харбейские озера), что уже само по себе вызывает восхищение мужеством и целеустремленностью автора, в трудных полевых условиях добывавшего ценные сведения.

Полученный огромный фактический материал, всесторонне тщательно обработанный, позволил сделать выводы достаточно достоверными. Детально рассмотрены как сообщества в целом, так и доминирующие комплексы.

Предметом изучения стали 56 разных озер, сгруппированных по своему происхождению. С учетом экологии водорослей описаны сообщества планктона, перифитона и бентоса. Выявлены их структура и характерные виды. Поскольку в природе нет абсолютно идентичных водоемов, то и комплексы диатомей в них сформированы по-разному, хотя наблюдаются определенные закономерности. Так, установлено, что наиболее существенная роль принадлежит практически всюду диатомеям перифитона.

Всего в рассматриваемых озерах выявлено внушительное количество таксонов диатомей (622 вида с разновидностями и формами). Приведен полный список с указанием встречаемости и экологии.

Автором использована обширная литература, в том числе и зарубежная. При этом А.С. Стенина сама выполняла расчеты по опубликованным данным, что делает все сопоставления с исследованным районом достаточно валидными.

Исследования, проведенные А.С. Стениной, представляют большой интерес для палеоботаников. Так, в межледниковых отложениях региона известны как морские, так и пресноводные комплексы диатомей. Чтобы оценить условия их формирования в прошлом, необходимо знать современные условия существования тех же видов. Материалы таких работ, как монография А.С. Стениной, позволяют более надежно оценивать палеообстановку относительно недавнего прошлого.

Большой объем приведенного списка литературы (234 источника) позволяет оценивать книгу как справочную.

ВВЕДЕНИЕ

Пресноводные диатомовые водоросли характеризуются значительным разнообразием в различных природных зонах (Кухаренко, 1989; Флора..., 1991; Ярушина и др., 2004; Экологическое состояние..., 2005; Комулайнен и др., 2006 и др.), формируя от 32 до 52% состава альгофлоры. Особенно они характерны для водоемов северных территорий. Отличаясь большим видовым богатством и обилием, диатомовые являются важнейшей составной частью водных экосистем тундры. Роль этой группы водорослей трудно переоценить, учитывая синтез первичного органического вещества, богатство клеток жирными кислотами и их пищевую ценность для беспозвоночных животных и рыб. Немаловажна сохранность панцирей диатомей в донных осадках, что позволяет проследить как эволюцию систематических групп отдела, так и историю водоемов.

Многие виды диатомовых водорослей чувствительны к изменению различных факторов водной среды: pH, минерализации, содержания легко окисляемых органических веществ и некоторых других. Наличие четкой ответной реакции диатомовых комплексов на их воздействие позволяет рассматривать данную группу водорослей как высоко индикаторную. В настоящее время диатомовый анализ широко применяется в мониторинге водных экосистем, испытывающих влияние различных антропогенных факторов.

Флористическое исследование водорослей является весьма актуальной проблемой (Голлербах, 1990), поскольку «...одной из обязательных основ изучения экосистемы служит установление ее видового состава» (Винберг, 1975: 5). Без знания флоры и структуры сообществ невозможны анализ изменения водных экосистем, оценка их состояния и прогнозирование биологических последствий антропогенных воздействий. При подведении итогов изучения диатомовых водорослей один из ведущих диатомологов страны И.В. Макарова (1998: 108) обратила внимание на то, что «недостаточно монографических разработок и обобщающих сводок по отдельным таксономическим группам и по флоре отдельных водоемов и регионов, основанных на ревизии и критическом осмыслении материала». Было также подмечено, что необходима разработка вопросов географического распространения диатомовых водорослей, особенно пресноводных.

Играя большую роль в формировании биоразнообразия водных экосистем, диатомовые водоросли в водоемах европейского Севера по-прежнему остаются недостаточно изученными из-за труднодоступности районов и малочисленности научных сил. Альгологические и гидробиологические работы посвящены преимущественно изучению фитопланктона. Сведения о диатомовых водорослях непланктонных сообществ относительно немногочисленны (Флеров, 1925; Порецкий, 1927; Ширшов, 1935; Зауер, 1963; Стенин, 1972; Басова, 1976; Станиславская, 1994; Комулайнен, 2004; Ярушина, 2004; и др.). Особенно мало данных о таксономической, эколого-географической структурах и пределах колебания разнообразия диатомовых комплексов в тундровых стоячих водоемах.

В связи с этим цель исследований в течение многих лет – изучение состава диатомовых водорослей и структуры всех основных группировок в озерных экосистемах восточной части Большеземельской тундры. Биологический мониторинг, в том числе альгоиндикация водоемов, данного района с большими запасами полезных ископаемых необходим, учитывая перспективность его промышленного освоения. Однако он невозможен без знания природных характеристик пресноводной альгофлоры, особенно диатомовых водорослей. Настоящая работа посвящена обобщению полученных на данном этапе результатов изучения этой индикаторной группы низших растений в водных экосистемах тундры на территории, не нарушенной хозяйственной деятельностью.

1. ИСТОРИЯ ИССЛЕДОВАНИЙ ДИАТОМОВЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ В ВОДОЕМАХ ВОСТОЧНОЕВРОПЕЙСКИХ ТУНДР

Альгологические исследования в районах Крайнего Севера начаты недавно. Специальное изучение альгофлоры на территории восточноевропейских тундр до 60-х гг. XX в. практически не проводилось, хотя существенную роль отдельных ведущих родов водорослей, в том числе диатомовых, в планктоне северных водоемов постоянно отмечали при гидробиологических исследованиях (Рыбы..., 1962; Зверева, 1969 и др.). В работах, посвященных преимущественно изучению зообентоса и ихтиофауны водоемов бас. р. Печора в связи с оценкой их биопродуктивности, содержатся отрывочные сведения о доминантах фитопланктона. При этом имеющиеся данные ограничиваются большей частью названиями водорослей до уровня рода, лишь отдельные виды, легко определяемые без специальной обработки, присутствуют в списках гидробионтов.

В восточной части Большеземельской тундры первые комплексные гидробиологические исследования начаты сотрудниками Коми филиала АН СССР в 1960 г. на Вашуткиных озерах в истоке р. Адзьва. Они были посвящены в основном изучению гидрохимического режима, ихтиофауны и беспозвоночных в связи с необходимостью определения рыбохозяйственного значения тундровых водоемов. При этом в исследования был включен альгологический раздел, программу которого реализовала М.В. Гецен. В результате установлено, что видовое богатство водорослей в этой системе озер представлено преимущественно диатомовыми, зелеными и синезелеными водорослями, в меньшей степени – другими группами (Гецен, 1966). Детальное изучение диатомовых не предусматривалось, поэтому они определены частично (при консультации В.С. Порецкой) в пробах планктона и бентоса из десяти озер и р. Адзьва. В итоге выявлены следующие ведущие виды фитопланктона: *Melosira islandica* subsp. *helvetica*, *Tabellaria fenestrata* var. *fenestrata* et var. *intermedia*, *Asterionella formosa*. В числе сопутствующих диатомей *Melosira*

granulata, *M. italica* с разновидностями, *Asterionella gracillima* f. *tabellarioides*. Отмечена общность доминирующих форм в озерах как характерная черта фитопланктона, а также наличие в зарослевых прибрежных участках диатомовых *Fragilaria capucina*, *Diatoma vulgare*, представителей родов *Cymbella* и *Gomphonema* наряду с видами других отделов. Ведущую роль в обрастаниях играют нитчатые и диатомовые водоросли; для оз. Дияты и р. Адзьва приводятся четыре вида диатомей и четыре рода, не определенные до вида. В работе содержатся элементы сезонных наблюдений за развитием водорослей, выявлено обогащение фитопланктона в летний период формами из обрастаний и бентоса. На уровне родов приведена динамика обилия водорослей планктона по месяцам в разных экотопах оз. Дияты. Преобладание одинаковых комплексов водорослей во всех водоемах, соотношение которых изменялось по сезонам и биотопам, приводится в качестве характерного признака всех водоемов системы. Установлены общие черты исследованных водоемов – качественное однообразие состава, разнообразие водорослей в прибрежной зоне, обогащенность планктона бентическими формами, моноцикличность развития всех групп водорослей. На основе особенностей альгофлоры исследованных озер сделан вывод о том, что «географическое положение не всегда является решающим в определении характера альгофлоры водоемов, в том числе и арктических» (Гецен, 1966: 31). Представленный в работе список диатомовых включает 120 видов, разновидностей и форм; три таксона определены до рода. Среди них есть редкие виды: *Navicula jentzschii*, *Pinnularia semicrucata*, *Caloneis ladogensis*, *Diploneis parma*, *D. pseudovalis*, *Eucocconeis onegensis*, *Achnanthes peragalli*, *Cymbella acuta*.

Несмотря на тот факт, что диатомовые – самая многочисленная и разнообразная группа водорослей в северных водоемах, длительное время их исследование не проводилось. Оно было начато в 1968-1972 гг. в связи с необходимостью более детальных знаний о составе водорослей как первичных продуцентов водных экосистем. Комплексно и детально были обследованы Харбейские озера в верховьях р. Сейда (Продуктивность..., 1976). Основное внимание при этом уделялось продукционным возможностям тундровых озерных экосистем, что предполагало исследование состава, динамики численности, биомассы и продуктивности фитопланктона. В работах, опубликованных по первым результатам реализации раздела Международной биологической

программы (Гецен, 1970, 1973), рассмотрены особенности таксономического состава фитопланктона Харбейских озер (без списка) и приведены комплексы ведущих видов, в том числе диатомовых. Предварительные данные об их видовом разнообразии в планктоне оз. Бол. Харбей были опубликованы М.В. Гецен совместно с автором (Стенина, Гецен, 1975). Представленный список включал 99 видов, определенных М.В. Гецен, и 138 видов, определенных автором. В целом зарегистрировано 164 вида (224 с учетом разновидностей и форм). Специальная проработка проб на предмет идентификации диатомовых водорослей позволила выявить доминирующие комплексы в трех озерах Харбейской системы, их распространение в различных местообитаниях. В качестве основных ведущих видов в работе приводятся *Melosira islandica*, *M. italica* subsp. *subarctica*, *Tabellaria fenestrata*, *Asterionella formosa*, *Diatoma elongatum*. В числе сопутствующих немногочисленные *Synedra acus*, *Stephanodiscus astraeca* var. *minutulus*, *Cyclotella comta* var. *oligactis*. Эколого-географический анализ дал возможность установить преобладание индифферентных к pH и содержанию солей в воде северо-альпийских и бореальных видов. На тот период времени в Харбейских озерах было обнаружено 27 редких видов и разновидностей, для 13 таксонов данные в определителе, сводном указателе (Определитель..., 1951; Водоросли..., 1971) и других публикациях отсутствовали.

В дальнейшей работе (Гецен, 1976) группе диатомовых водорослей было уделено большее внимание, учитывая их значение в продукционных процессах. Получены количественные показатели развития (численность, биомасса), приведены результаты весенне-летних наблюдений за их динамикой. На основе этих характеристик определен трофический статус оз. Бол. Харбей и придаточных озер системы. Впоследствии полученные данные о диатомовых водорослях Вашуткиной, Падимейской и Харбейской озерных систем вместе с краткими начальными сведениями о диатомовых водорослях единичных озер в бас. р. Коротаиха, в частности оз. Амбарты, где было найдено 270 таксонов (Стенина, Коюшева, 1982), были обобщены (Стенина, 1978; Гецен, 1985). Составленный первый обобщающий список (Гецен, Стенина, 1978) содержал 382 таксона диатомовых рангом ниже рода.

Следующий этап развития альгологических исследований, в том числе изучения диатомовых, связан с разработкой основ биоиндикации состояния водоемов в Воркутинском промышлен-

ном районе. Данные о составе рассматриваемой группы водорослей, таксономической, ценотической структурах и ведущих видах фитоперифитона четырех чистых (по данным сапробиологического анализа) термокарстовых озер в окрестностях г. Воркута, удаленных от прямого влияния источников загрязнения, вошли в комплексные работы (Индикационная роль..., 1991; Биоиндикация..., 1996). В первой публикации представлен также список диатомей фитоперифитона (164 таксона), который был включен в общий список водорослей в монографии «Альгофлора...» (Гецен и др., 1994).

Озера западного склона Полярного Урала, до которого простирается Большеземельская тундра на востоке, впервые были обследованы Н.Я. Мироновой и Т.Н. Покровской (1964). В их работе, посвященной типологии водоемов этого района, приведено (по определениям Л.О. Смирновой) шесть видов и пять определенных до рода диатомовых. В.Н. Стенин (1972) в 1965-1968 гг. использовал метод диатомового анализа для выяснения динамики оледенения. Им проанализировано распределение современных диатомовых водорослей в основных сообществах десяти горно-долинных и ледниковых водоемов с разными экологическими условиями. На основе данных о видовом составе и обилии диатомовых сделан вывод о различиях озер, обусловленных экологическими условиями, в частности, типом питания водоемов и минерализацией воды. Таксономический список в его работе содержит 139 видов с разновидностями и формами, в том числе 35 с максимальными оценками обилия. Среди них представители родов *Achnanthes*, *Caloneis*, *Cymbella*, *Diploneis*, *Eunotia*, *Fragilaria*, *Frustulia*, *Gomphonema*, *Melosira*, *Navicula*, *Neidium*, *Pinnularia*, *Stauroneis*, *Tabellaria* и *Tetracyclus*. Найдено довольно много редких, преимущественно северо-альпийских, видов: *Fragilaria spinosa*, *Tetracyclus rupestris*, *Pinnularia alpina*, *Eunotia alpina*, *E. bigibba*, *E. crista galli*, *E. exigua* var. *compacta*, *E. fallax* var. *gracillima*, *E. papilio*, *E. polydentula* var. *perpusilla*, *Amphora delphinea* var. *minor*, *Surirella lepnewae*. В прилегающих к предгорью участках тундры по сборам М.В. Гецен и Е.Н. Патовой получены первые данные о диатомовых водорослях в пяти озерах бас. р. Кара (Стенина, 1993), где было зарегистрировано 139 видов с разновидностями и формами.

Изученность диатомовых водорослей в водоемах сопредельной территории запада Большеземельской тундры находится пока на начальной стадии. Краткие сведения о диатомовых в фито-

планктоне пяти озер в 2 км от р. Печора, к югу от пос. Юшино, приводятся в публикации, посвященной лимнологии озер (Миронова, Покровская, 1967). В списке водорослей (по определениям Л.О. Смирновой) приведено 15 видов с разновидностями и формами диатомовых (четыре определено до рода); заметной роли в фитопланктоне они не играли в отличие от синезеленых водорослей.

В ходе экологического мониторинга 20 озер Хоседаюсского и Инзерийского районов с целью выявления их изменений в условиях нефтяного загрязнения были изучены фитопланктон и обрастания макрофитов (Особенности..., 1994). В анализе видового состава фитопланктона отмечено преобладание диатомовых (182 таксона) наряду с зелеными водорослями, однако за счет донных и эпифитных видов. По данным авторов, наиболее обильны в глубоких озерах *Aulacoseira islandica*, в мелководных – *Asterionella gracillima*, *Cyclotella comta*, *Nitzschia acicularis*, *Tabellaria flocculosa*. Прослежена сезонная динамика биомассы водорослей разных отделов и установлены доминирующие виды фитопланктона – с подледного периода в начале июня и до начала сентября. Списки фитопланктона (Трифенова, 1990; Трифонова, Петрова, 1994) содержат 69 таксонов рангом ниже рода. Перифитон изучали в трех озерах, диатомовые определены в количестве 27 видов с разновидностями и формами, что значительно уступает по разнообразию зеленым водорослям (Станиславская, 1994).

Результатами мониторинга явились и данные автора о диатомовых водорослях и комплексах доминирующих видов фитопланктона, фитоперифитона и фитобентоса в озерах бассейнов рек Варкневхьяха (352 таксона) и Лабаханъяха (178 таксонов) в их верхнем течении и в озерах окрестностей пос. Варандей (Гецен и др., 1994; Стенина, 1994, 1996). Выявленные диатомеи были включены без указания конкретного местонахождения и обилия в общий список альгофлоры Большеземельской и частично Канинской тундр (Гецен и др., 1994).

Таким образом, имеющиеся данные о современных диатомовых водорослях континентальных восточноевропейских тундр на территории Республики Коми и Ненецкого автономного округа преимущественно отрывочны и неравноценны. К началу наших исследований имелся материал об общем характере состава и обилия диатомовых водорослей и о ведущих видах фитопланктона. Неудовлетворительное состояние изученности обусловлено

тем, что на первом этапе гидробиологические исследования проводили преимущественно в соответствии с запросами практики, а именно – задачами рыбохозяйственного использования озер. Цель работ на втором этапе предполагала изучение их продукционных возможностей для углубления знаний об особенностях тундровых водоемов. Исследования коснулись в основном фитопланктона – самой малоразнообразной экологической группировки. Для восточной части Большеземельской тундры в результате изучения альгофлоры 18 озер Вашуткиной, Падимейской, Харбейской систем и истока р. Адзьва насчитывалось, по определениям М.В. Гецен (1973), 175 видов с разновидностями и формами диатомовых водорослей. Флористическое направление в изучении этой группы было еще слабо развито, и сведения о ней в непланктонных сообществах имелись лишь для единичных озер бас. р. Коротаиха. Крайне скудные первоначальные данные о водорослях востока Большеземельской тундры обусловили общую направленность альгологических исследований на первых этапах, и лишь программа по биоиндикации водных экосистем позволила их расширить и углубить, включив в специальную обработку диатомовые водоросли.

В крупной сводке «Диатомовые водоросли СССР» (1974: 309) отмечено, что «крайне скудные сведения не дают достаточно материала для суждения об общем характере диатомовой флоры озер тундровой зоны». Настоящей работой автор пытается восполнить этот пробел.

2. ХАРАКТЕРИСТИКА ПРИРОДНЫХ УСЛОВИЙ РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ

Условия среды обитания в водоеме способны оказывать значительное влияние на состав, обилие, распространение диатомовых водорослей и структуру их группировок. В связи с этим особенно важны гидрологические и гидрохимические характеристики озер, определяемые, в свою очередь, происхождением водоемов и природными условиями региона.

Изученные водоемы расположены в пяти районах европейского Северо-Востока: бассейнах рек Коротаихи, Сейды (система Харбейских озер), Воркуты, Усы и Кары на территории Большеземельской тундры (рис. 2.1). Характеристика географического положения районов исследования и их климатических особенностей приводится по литературным данным (Атлас Коми..., 1964; Рихтер, 1966; Горбацкий, 1967; Григорьев, 1970; Справочник по климату..., 1970, 1972; Атлас по климату..., 1997 и др.). Гидрологические и гидрохимические особенности озер рассматриваются как по опубликованным работам (Власова, Голдина, 1967; Гидрогеология СССР, 1970; Голдина, 1972; Сидоров, 1974; Продуктивность..., 1976; Сидоров, Власова, 1978; Хохлова, 1994, 2002 и др.), так и по личным наблюдениям. При характеристике водоемов использованы результаты собственных измерений глубины озер, температуры и прозрачности воды, активной реакции среды.

2.1. Географическое положение и климатические особенности

Районы исследований расположены в одной географической зоне, характеризующейся единым комплексом геоморфологических, геологических, климатических, флористических и других особенностей. В соответствии с географическим районированием (Физико-географическое..., 1968; Мильков, 1977) они относятся к зоне тундры. По классификации Г.В. Горбацкого (1967), на основании комплекса геолого-геоморфологических особенностей

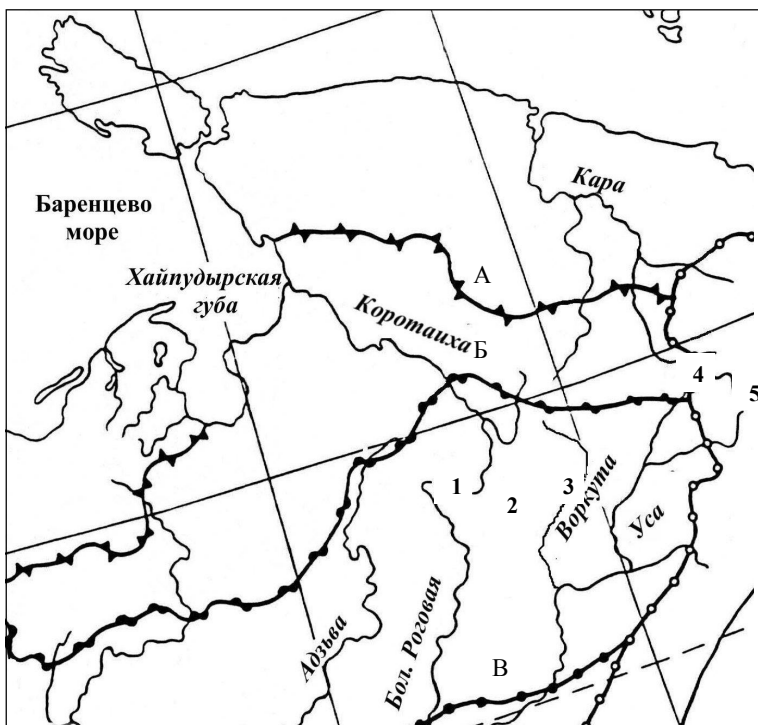


Рис. 2.1. Схема расположения районов восточной части Большеземельской тундры, в озерах которых изучены диатомовые водоросли. Обозначения: 1 – верховья р. Коротайха, 2 – Харбейские озера, 3 – бас. р. Воркута, 4 – верховья р. Кара, 5 – верховья р. Уса; геоботанические границы: А – северные (типичные) тундры, Б – южные кустарниковые мелкоерниковые тундры, В – южные кустарниковые крупноерниковые тундры.

рассматриваемая территория выделяется в самостоятельный Большеземельский район Восточно-Европейской провинции Кольско-Гыданской области. Административно районы исследования относятся к Ненецкому автономному округу Архангельской области (НАО) и Республике Коми.

Территория тундровой зоны на крайнем северо-востоке европейской части России от правого берега р. Печора на западе до хребта Пай-Хой и отрогов Полярного Урала на востоке выделена в особый район – Большеземельскую тундру. Она орографически своеобразна и представляет собой возвышенную холмисто-грядовую равнину на севере и полого-холмистую в южной час-

ти. По ботанико-географическим особенностям эта территория относится к подзоне южных гипоарктических тундр (Грибова, 1980). Ее южная граница проходит по 67° с.ш., северная – по берегу Баренцева моря. Большеземельская тундра условно разделяется на восточную и западную части по 57° в.д., ее восточная часть на западе условно ограничена Коротаихской низиной (Ребристая, 1977).

На главном водоразделе Большеземельской тундры, который отделяет бассейны рек, впадающих в Северный Ледовитый океан и текущих в Печору, находятся крупные системы Вашуткиных, Падимейских и Харбейских озер. Исследованные озера басс. р. Коротаиха расположены в верхнем течении реки между ее левыми притоками Падимейтивис и Тар-ю на водоразделе, который представляет собой холмисто-увалистую равнину с многочисленными озерами. Этот район характеризуется своеобразием рельефа: невысокие холмы и гряды в этой части Большеземельской тундры вытянуты в направлении, близком к широтному. Район имеет сложное геологическое строение, коренные породы палеозоя и мезозоя покрыты четвертичными отложениями, выполняющими озерные котловины. Эти отложения состоят из суглинков с валунами, перекрытыми разнозернистыми песками с гравием и галькой. В ландшафте преобладают положительные формы рельефа; поверхность хорошо дренирована. Большое значение для лимнологии имеют различие в мощности четвертичных отложений, которая колеблется в Большеземельской тундре от 2 до 200 м, а также развитие тектонических процессов и карстовых явлений в четвертичный период (Запольнов, 1971). Местами четвертичные отложения прерываются выходами силурийских глинистых сланцев и девонских известняков, что может иметь значение в формировании локальных особенностей гидрохимического режима озер. Точки обследования в бассейнах рек предгорной полосы Полярного Урала находятся на территории Предуральского краевого прогиба, который представляет собой всхолмленную равнину. Здесь наблюдается чередование гряд, ориентированных с севера на юг, с низинами и озерными котловинами. Все районы исследования, кроме Воркутинского, расположены за пределами территории интенсивного промышленного освоения. Тем не менее они вовлечены в традиционные виды хозяйственной деятельности (выпаса оленьих стад и рыбной ловли).

Глубина залегания мерзлотных пород в районе исследований составляет от 1 до 30 м. Условия питания тундровых водоемов тесно связаны с инфильтрацией осадков, а следовательно, и с особенностями почв. На востоке Большеземельской тундры наиболее распространены торфянисто-глеевые, поверхностно-глеевые оподзоленные и поверхностно-глеевые тундровые почвы (Игнатенко, 1979; Экологические основы..., 1991). Для Коротайхской низины, например, характерны тундровые поверхностно-глеевые, сухоторфянистые и сухоторфянисто-перегнойные оподзоленные почвы на суглинистых грунтах. Большое количество осадков в летне-осенний период, наличие вечномерзлых пород, высокая водоудерживающая способность пылеватых суглинков приводят к сильной переувлажненности почвы. Образование толстого слоя слабо разложившихся органических остатков – торфянистого горизонта почвы – очень характерно для тундры и определяется условиями низких температур под мощным моховым покровом. Высокая оглеенность, большая водоудерживающая способность тундровых почв наряду с наличием мерзлых пород и мохового покрова оказывают немаловажное влияние на гидрологию и гидрохимию тундровых озер.

По совокупности показателей (преобладающие типы воздушных масс, влажность, температура) исследованный район отнесен к зоне избыточно влажного климата тундры с холодным летом и умеренно холодной зимой, что соответствует субарктическому поясу. Характерной чертой климата тундры является континентальный режим годового хода температуры. В самом холодном месяце (январе) ее среднее значение составляет -21°C , минимальное -53.2°C , а в самом теплом месяце (июле) – $+12.6^{\circ}\text{C}$ (колебания по годам составляют $9-13^{\circ}$). В период летних наблюдений максимальная температура воздуха в отдельные дни достигала $+32^{\circ}\text{C}$. Суровый температурный режим обуславливает длительность зимнего периода в тундре (с октября по май); положительные среднемесячные температуры наступают лишь в июне. Лето короткое и прохладное (июль-август), в августе уже наблюдаются первые заморозки. Число дней со среднесуточной температурой выше 5°C составляет в районах исследования от 80 (Хальмер-Ю) до 90 дней (Воркута). Средняя продолжительность биологически активного безморозного периода с температурой выше 10°C еще короче. В районе Коротайхи он равен 60, Воркуте – 52 дням. Особенностью вегетационного периода в тундре

ре являются резкие колебания температурного режима вплоть до 0 °С.

Годовое количество осадков в восточной части Большеземельской тундры составляет около 350-570 мм, причем 60% их приходится на летний период, средний многолетний максимум – на август, минимум – на июль. Величина годовой суммы осадков выше на востоке региона из-за барьерной роли Уральских гор. Относительная влажность воздуха равна 75-85%. Снежный покров в тундре развит слабо, причиной этого является небольшое количество осадков в зимний период, а также сильные и частые ветры. Вследствие этого снег распределяется неравномерно по элементам рельефа, что при суровом температурном режиме приводит к полному промерзанию мелких водоемов. Средняя высота снежного покрова составляет 83 см, в отдельные годы она изменяется от 61 до 113 см в зависимости от рельефа и направления преобладающих ветров. Разрушение устойчивого снежного покрова наблюдается в бас. Коротаихи в первой декаде июня, в бас. Воркуты – в третьей декаде мая. Суровыми климатическими условиями, особенно летом, характеризуется район бас. р. Кара, что связано в большой степени с поздним вскрытием морской акватории и длительным скоплением морских льдов в Байдарацкой губе. Значительная заболоченность территории обусловлена большим количеством осадков, особенностями климата и тундровых почв.

Низкие температуры воздуха летом, определяемые преобладанием арктических воздушных масс в это время года, значительное количество осадков, высокая влажность воздуха и переувлажненность грунтов в условиях вечной мерзлоты – все это приводит к диспропорции тепла и влаги, что способствует ухудшению условий развития растительности в тундре. Согласно флористическому делению Европейской Арктики (Ребристая, 1977), исследованные районы относятся к Европейско-Западно-сибирской провинции и представляют часть Канино-Печорской подпровинции. Бассейны рек Коротаиха, Сейда и Адзьява входят при этом в состав Большеземельского округа, а верховье р. Кара, бас. Воркуты, озера в предгорьях Урала относятся к Предуральскому округу. Рассматриваемые районы включают различные подзональные варианты растительности северных и южных гипоарктических тундр. Озера предгорьев Полярного Урала и бас. р. Коротаиха расположены в северной (мелкоерниковой) полосе

подзоны южных тундр. Территории в районе Харбейских озер и бас. р. Воркута относятся к южной (крупноерниковой) полосе этой подзоны.

2.2. Гидрология и гидрохимия озер

Особенности природных условий и формирования современного рельефа Большеземельской тундры определяют наличие большого количества озер и закономерности в их распределении. Водоемы востока Большеземельской тундры разнообразны по происхождению, о чем косвенно свидетельствуют данные по их форме, величине, глубине, строению берегов и другие признаки. Для Большеземельской тундры выделены (Голдина, 1972) следующие возможные генетические типы озер: ледниковые, образовавшиеся в зоне стаивания мертвого льда и в ледниковых понижениях рельефа, термокарстовые озера посткриогенных форм рельефа, озера речного происхождения и лагунные. Небольшие по площади бессточные термокарстовые озера, для которых характерны просто устроенные котловины, плоское дно, небольшая глубина, торфянистые донные отложения, наиболее типичны для региона. Водоемы с площадью водного зеркала 0.01-0.1 км² составляют здесь от 70 до 90%. Относительно большие глубокие озера бас. Коротаихи и Харбейской системы, по-видимому, сходны по генезису с другими подобными озерами региона, например, Вашуткиными и имеют ледниковое происхождение остаточного характера (Сидоров, 1974). Однако необходимо отметить, что вопрос о происхождении озер этого региона остается неразработанным.

Исследованные водоемы являются наиболее типичными для востока Большеземельской тундры. Они входят в Верхнероговой гидрологический район (Филенко, 1974), который характеризуется большой озерностью, при этом наибольшее число озер в районе приходится на бас. р. Коротаиха.

Часть озер имеет географические названия: Большой и Малый Харбей, озера Амбарты, Пызантейты, Каляты, Няньты и др.; остальные – безымянные. По форме озера удлинённые (Няньты, Бол. Харбей), овально-округлые (Кебесаты, Каляты, озера № 2 и 3 в бас. Коротаихи), могут состоять из нескольких частей (оз. № 1 или Лопастьевидное – название условное). Береговая линия имеет преимущественно простые очертания. В некоторых озерах есть заливы, островки (оз. Амбарты). Размеры площади

водного зеркала исследованных озер колеблются от 0.1 до 21.3 км² (оз. Бол. Харбей), большинство термокарстовых водоемов имеют площадь менее 1 км². Максимальная глубина составляет от 1.0 до 18.5 м (Бол. Харбей), наиболее распространенная – от 1.0 до 4.6 м; в малых термокарстовых водоемах она не достигает 1 м.

Озера востока Большеземельской тундры в основном сточно-проточные. Многие из них принимают ручьи и, в свою очередь, дают начало ручьям или рекам. Некоторые водоемы соединяются между собой протоками, особенно в период половодья, многие сохраняют связь и в летний период. Термокарстовые озера обычно изолированные, хотя в период весеннего снеготаяния в них стекают временные водотоки. Берега крупных озер обрывистые, обнаженные или высокие, задернованные, переходящие в пологие. Малые водоемы обычно с пологими задернованными, нередко заболоченными берегами. Террасы озер сложены ледниково-озерными глинами, суглинками, супесями, которые перекрываются слоем почвы. Донные отложения разнообразны. Мелководья относительно крупных озер покрыты песчано-илистыми отложениями, галечником, галечно-каменистыми грунтами с наилком, по мере глубины переходящими в валунные грунты. В малых водоемах донные отложения глинисто-илистые, илистые или торфянистые с растительными остатками. Подстилающими породами являются глинистые отложения, известняки, а в приуральской части – пермские песчаники и алевролиты.

Высшая водная растительность озер региона изучена недостаточно, но в ряде работ отмечены ее характерные черты (Кочанова, 1976; Гецен, Попова, 1978; Вехов, 1984). Особенностью малых водоемов является небольшое видовое разнообразие макрофитов (четыре-семь видов) с преобладанием в основном осок (*Carex aquatilis* Wahl.) и хвоща (*Equisetum limosum* L.). В некоторых водоемах доминирует арктофила рыжевато-красная (*Arctophila fulva* (Trin.) Anders.), более характерная для средних и крупных озер. В прибрежье встречаются чистые или смешанные заросли указанных растений вместе с представителями родов *Potamogeton*, *Hippuris*, *Sparganium*, *Lemna* и других, но их распространение ограничено. В отдельных малых озерах основное значение имеют виды рода *Potamogeton*, особенно *P. praelongus* Wulf. В прибрежье заболоченных водоемов встречаются сплавины, образованные сфагновыми мхами и *Comarum palustre* L. Сте-

пень зарастания макрофитами различна и зависит в значительной мере от морфометрии озер. В малых озерах иногда наблюдается обилие мхов из родов *Calliergon*, *Drepanocladus*, *Fontinalis*. Часто растения образуют лишь узкую кайму вдоль берега.

Термический режим тундровых озер обусловлен как географическим положением, так и морфометрическими особенностями и до настоящего времени слабо освещен в литературе (Особенности..., 1994). Известно, что мелководные термокарстовые озера быстро прогреваются после схода льда, но температура в них неустойчива и меняется в зависимости от температуры воздуха. В больших, относительно глубоких озерах прогревание идет медленнее, в теплые маловетренные периоды возможно возникновение кратковременной термической стратификации. Основной особенностью тундровых озер является гомотермия поверхностных и глубинных вод из-за отсутствия лесов и открытости водного зеркала, а также интенсивных ветров. Поэтому даже в озерах глубиной 15-20 м термическая стратификация неустойчива (Голдина, 1972). В исследованных водоемах температура воды в период наблюдений колебалась в пределах 11.2-18.2 °C (июль-август, бас. Коротаихи), 8.8-18.0 (июль-август, Харбейские озера), 4.0-24.1 (июль-август, бас. Воркуты), 6.4-12.0 (август, бас. Кары), 16.2-18.6 (июль-август, бас. Усы). Разница температуры воды на поверхности и глубине по озерам составляла всего 0.1-0.4 °C, в некоторых случаях при глубине 9 м она отсутствовала.

Озера Большеземельской тундры характеризуются рядом общих черт, что позволило И.В. Баранову (1961) отнести их к зоне слабоминерализованных вод, сформировавшихся в условиях избыточного увлажнения и преобладания поверхностного типа питания. Вследствие этого воды характеризуются обычно высокой прозрачностью, небольшой цветностью и минерализацией. Однако озера, расположенные в разных районах со специфическими комплексами ландшафтных условий, имеют свои особенности. В большинстве водоемов ионный состав вод типичный, гидрокарбонатно-кальциевый, но в отдельных озерах обнаруживается также гидрокарбонатно-натриевый и сульфатно-натриевый составы. Воды крупных озерных систем имеют обычно слабощелочную реакцию среды, хорошо насыщены кислородом и содержат незначительное количество гумусовых веществ и железа. Малые озера, имеющие заболоченный водосбор, характеризуют-

ся повышенной окисляемостью, цветностью вод и более высоким содержанием в них железа. Большинству тундровых озер присуще небольшое количество соединений биогенных элементов, особенно азота и фосфора.

Рассматриваемые озера в общих чертах отражают свойственные Большеземельской тундре особенности физических свойств и химического состава поверхностных вод. Во многих мелких водоемах вода прозрачна до дна, при глубине 3-5 м она составляет 1.3-4.0 м. В относительно крупных озерах довольно высокая прозрачность – до 4.7 м (оз. Амбарты). Низкая прозрачность (0.05 м) наблюдается при высокой цветности вод. Обследованные водоемы характеризуются большой концентрацией кислорода в воде (8-13 мг O_2 /дм³), насыщение его достигает 150%; постоянно имеется двуокись углерода. Активная реакция водной среды в период наблюдений была от кислой до щелочной: 5.0-6.8 (бас. Усы), 6.3-7.5 (Харбейские озера), 6.5-7.6 (бас. Коротаихи), 6.4-8.2 (бас. Кары), 6.0-8.4 (бас. Воркуты). Максимальные значения pH отмечены в пойменных озерах. Подщелачивание среды наблюдалось при повышенной температуре воды в озерах с богатой растительностью и массовым развитием водорослей.

Минерализация воды небольшая, но может значительно отличаться по озерам. Сумма ионов составляет 25-40 мг/дм³ – Харбейские озера, 12.8-56.8 мг/дм³ – водоемы бас. Коротаихи, 14.06-72.0 мг/дм³ – бас. Воркуты, 45.0-101.4 мг/дм³ – бас. Кары, 12.3-28.9 мг/дм³ – бас. Усы, где может доходить до 108.2 мг/дм³ (Биоразнообразие..., 2007). Состав воды в озерах Харбейской системы характеризуется (Власова, 1976) по преобладающим ионам как гидрокарбонатно-кальциевый и гидрокарбонатно-натриевый, однако в отдельные периоды наблюдается переход в сульфатно-натриевый. В водоемах бассейнов рек Коротаиха и Кара состав ионов преимущественно сульфатно-натриевый и сульфатно-натриево-кальциевый, и лишь в отдельных озерах – гидрокарбонатно-натриевый и гидрокарбонатно-кальциевый. В относительно глубоких озерах бас. Коротаихи не исключено влияние подмерзлотных вод через систему таликов. Для Харбейских озер отмечено (Власова, 1976), что преобладание сульфатного иона более характерно для мелких озер, оно может иметь органическое происхождение в связи с поступлением гумифицированных

вод с водосбора и разложением прошлогодней водной растительности.

Для показателя цветности воды характерен очень большой разброс величин. В озерах бас. Коротаихи они составляют $2-10^\circ$, в системе Харбейских озер – от 5 до 50° , в водоемах Воркутинской тундры – преимущественно от 9 до 64° и в озерах предгорной тундры – от 3 до 16° . Содержание органических веществ в большинстве исследованных озер невысоко. Значения перманганатной окисляемости (ПО) колеблются от 3.3 до 27.9 мг/дм³, бихроматной окисляемости (ХПК) – от 3.2 до 55.7 мг/дм³. В отдельных озерах (Природная среда..., 2005) показатели цветности воды, ПО и ХПК очень высокие ($176-560^\circ$, 91.6 и 320.0 мг/дм³ соответственно), что обусловлено наличием в значительном количестве гумусовых веществ болотного происхождения. Наблюдаемые в отдельных случаях повышенные значения бихроматной окисляемости при низкой цветности воды, а также соотношение ПО/ХПК в размере $18.5-24.3\%$ могут свидетельствовать о накоплении малоцветного нестойкого органического вещества аллохтонного происхождения (Власова, 1976). Подобное явление имеет место в отдельных Харбейских озерах, некоторых водоемах бассейнов Воркуты (оз. № 26) и Кары (пойменное оз. № 2). На наличие органических веществ указывает и показатель БПК₅ ($1.98-4.64$ мг О₂/дм³), измеренный в отдельных озерах Воркуты. В озерах Харбейской системы его величина колеблется преимущественно в пределах от 0.47 до 2.98 мг О₂/дм³, однако в оз. Пеляжье и на глубине 17 м в оз. Бол. Харбей его значения достигают 3.14 и 3.41 мг О₂/дм³, что объясняется разложением животных и растительных остатков при повышенной температуре и характерно для загрязненных вод (Гидрохимические показатели..., 2000).

Состав соединений биогенных элементов характеризуется, прежде всего, отсутствием или малым содержанием минерального фосфора. Концентрация его в водоемах различна: $0.002-0.026$ мг/дм³ в Харбейских озерах и бас. Коротаихи; $0.001-0.078$ мг/дм³ в водоемах бассейнов Воркуты, Кары, Усы. Количество азота также в основном небольшое, в аммонийной форме оно составляло $0.04-0.13$ (бас. Коротаихи), $0.12-0.19$ (бассейны Кары, Усы), $0.04-0.90$ (Харбейские озера) и $0.01-1.38$ мг/дм³ (бас. Воркуты). Нитраты и нитриты в условиях низкотемпературных вод и слабокислой реакции среды практически отсутствуют. Увели-

чение концентрации органических веществ и аммонийного азота в мелководных водоемах может быть связано с накоплением органических веществ и усилением процессов их разложения в летний период, а также с зоогенным влиянием, например, в местах массового гнездования птиц.

Содержание общего железа в водоемах различно: 0.14-0.26 (озера Кортайхи), 0.10-3.10 (озера Воркуты, Кары) и 0.04-4.10 мг/дм³ (Харбейские озера). Большое значение для развития диатомовых водорослей имеет кремний. Его концентрация изменяется в широких пределах: 0.11-0.61 (водоемы Воркуты), 0.60-1.30 (озера Кортайхи) и 0.50-5.30 мг/дм³ (Харбейские озера). При этом наибольшие концентрации отмечены на глубине 12 и 17 м (Власова, 1976). Важные для развития диатомовых водорослей железо и кремний содержатся в достаточных количествах и не лимитируют их развитие.

Поскольку в основе формирования большинства естественных озер лежат геоморфологические процессы и формы рельефа, то при разделении водоемов на группы предлагается учитывать главные морфометрические характеристики: глубину, площадь (Сорокин, 1973) и, по возможности, происхождение озер. Эти факторы в значительной степени определяют гидрологический режим, протекание физико-химических процессов и развитие растительности, в том числе водорослевых сообществ.

Исследованные водоемы можно разделить по глубине и площади на следующие группы: 1) глубокие озера среднего размера, малые и очень малые; 2) озера средней глубины, малые и очень малые; 3) мелкие малые и очень малые озера, озерки (Сорокин, 1973).

К глубоким озерам среднего размера (площадь 10-100 км², средняя глубина 3-16 м) можно отнести оз. Бол. Харбей из системы Харбейских озер. Оно ледникового происхождения, продолговатое по форме с хорошо развитой береговой линией, заливами, губами и островами. Озеро Бол. Харбей имеет сложную конфигурацию дна и хорошо выраженную мелководную литораль. Степень зарастания макрофитами неоднородна в разных частях водоема, водная растительность особенно развита в заливах. Подробная характеристика оз. Бол. Харбей содержится в коллективной работе (Продуктивность..., 1976).

В группу **малых глубоких озер** (1-10 км², средняя глубина 3-16 м) отнесены также ледниковые по генезису озера Малый Хар-

бей из системы Харбейских озер и Амбарты в бас. р. Коротаиха. Озеро Малый Харбей является конечным в системе и имеет сток через ручей в р. Сейда. Ввиду своего положения оно имеет наибольший показатель условного водообмена среди водоемов системы. Озеро довольно глубокое, продолговатой формы, характеризуется более извилистой, чем в Бол. Харбее, береговой линией. Однако она менее расчленена, нет выраженных заливов, преобладают песчаные пляжи, почти нет придаточных озер. Амбарты является наиболее крупным среди исследованных озер бассейна со стоком в р. Коротаиха. Имеет подковообразную форму с двумя заливами и островком. Донные отложения в основном каменисто-илистые и песчано-илистые. В прибрежных участках до глубины 1.0 м преобладают чистые заросли арктофилы, в меньшей степени – смешанные заросли осоки и хвоща, а на глубине более 1.5 м нередко заросли рдестов и мхов. Однако пояс растительности не сплошной. Озеро характеризуется отсутствием термической стратификации, высокой насыщенностью воды кислородом, слабощелочной или близкой к нейтральной реакцией среды.

Очень малые глубокие озера (0.1-1.0 км², средняя глубина 3-16 м) представлены оз. № 4 в бас. Коротаихи. Озеро овальной формы, располагается рядом с оз. Амбарты и имеет, по-видимому, такое же происхождение; морфометрически очень простое, береговая линия не развита, мелководная прибрежная зона и заросли макрофитов практически отсутствуют.

К малым озерам нормальной глубины (1-10 км², средняя глубина 1.2-13 м) можно отнести оз. Няньты в бас. р. Коротаиха и оз. Проточное в бас. Усы. Озеро Няньты состоит из двух частей, соединяющихся короткой протокой. Озера имеют простую форму, макрофиты слабо развиты. В эту же группу по морфометрическим характеристикам следует включить и оз. Головка Харбейской системы.

Группа очень малых озер нормальной глубины (0.1-1.0 км², средняя глубина 1.2-13 м) объединяет из числа исследованных озера Лопастьевидное, Каляты, Кебесаты и № 5 в бас. р. Коротаиха. Среди этих озер по форме выделяется Лопастьевидное, о чем говорит его условное название. В нем распространены заросли арктофилы, грунт илистый и каменистый.

Малые мелкие озера (1-10 км², средняя глубина 0.7-12 м) включают оз. Пызантейты бас. р. Коротаиха. Озеро мелковод-

ное округлой формы, макрофиты слабо развиты, есть галечниковые отмели.

Очень малые мелкие озера (0.1-1.0 км², средняя глубина 0.7-1.2 м) представлены озерами № 2 и 3 (бас. Коротаихи), некоторыми озерами в бассейнах рек Воркута, Уса и Кара. Озера простой овальной формы с макрофитами лишь в виде узкой прибрежной полосы.

Очень мелкие озера (0.001-0.1 км², средняя глубина 0.4-1.8 м) – это изолированные озера преимущественно с торфянистым или илистым грунтом, растительными остатками или мхами на дне (№ 1а, 1б, 1в) в бас. Коротаихи, многие водоемы в окрестностях Воркуты, бассейнах рек Кары и Усы. Некоторые из них имеют заболоченный водосбор.

Таким образом, формирование свойств водной среды и условий обитания гидробионтов, в том числе диатомовых водорослей, определяется особенностями географического положения и климатических характеристик тундровой зоны. Решающими факторами являются низкие температуры, наличие вечной мерзлоты, специфика выстилающих озерные котловины донных отложений и преимущественно атмосферное питание озер.

3. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

3.1. Районы исследований и материал для изучения

Исследованиями охвачены типичные тундровые озера с учетом их происхождения, расположения в ландшафте и лимнологических характеристик для получения более полного представления о видовом составе диатомовых водорослей в пресноводной альгофлоре восточной части Большеземельской тундры. Основным материалом для настоящей работы послужили собственные сборы альгологических качественных проб, проведенные в бассейнах рек Коротаиха и Воркута (см. схемы).

В июле-августе 1973 г. во время ихтиологической экспедиции Института биологии Коми филиала АН СССР, целью которой являлось изучение рыбных запасов, обследованы 13 озер (рис. 3.1.1, табл. 3.1.1) в верховьях р. Коротаиха. Часть из них представляет собой систему озер, но менее крупных, чем Харбейские и Вашуткины, расположенные в бассейнах рек Адзьва и Роговая.

Поскольку происхождение обследованных озер специально



Рис. 3.1.1. Схема расположения исследованных озер в бас. р. Коротаиха.

1-5 — безымянные озера.

**Основные характеристики некоторых исследованных водоемов
восточной части Болышеземельской тундры**

Водоем	Площадь, км ²	Глубина, м		Проточ- ность	Прозрач- ность, м	pH	Основные макрофиты
		макси- мальная	распростра- ненная				
Бассейн Кортаахи							
Амбарты	1.6	12.0	2.8	пр	4.7	7.3	Арктофила, хвощ, мхи
Оз. 1 Лопастьевидное	0.8	5.5	1.5	пр	2.0	6.9	Арктофила, осоки
Озеро 1а	<0.1	1.5	<1	из	до дна	6.5	Сабельник, осоки
Озеро 1б	<0.1	1.0	<1	из	до дна	6.5	Сабельник, осоки
Озеро 1в	<0.1	1.5	<1	из	до дна	6.5	Сабельник, осоки
Оз. 2 Утиное	0.4	2.0	1.5	ст	0.7	7.6	Осоки, арктофила
Оз. 3 Безрыбное	0.3	1.5	1.0	из	до дна	7.1	Сабельник, арктофила, хвощ
Оз. 4	0.4	5.1	3.0	из	3.0	7.3	Осоки, хвощ
Оз. 5	0.6	5.0	2.0	ст	2.2	7.2	Хвощ, осоки
Пызантейты	1.5	1.2	<1	ст	до дна	7.1	Арктофила
Няньты	1.0	4.0	2.0	ст	1.3	7.1	Арктофила, мхи
Каляты	0.5	4.0	2.5	ст	3.4	7.1	Арктофила, рдест, хара
Кебесаты	0.6	3.5	2.0	ст	2.8	7.1	Осоки, арктофила, хвощ
Бассейн Сейды							
Бол. Харбей	21.3	18.5	4.6	пр	3.5	7.7	Арктофила, осоки, мхи, хвощи
Мал. Харбей	1.7	9.3	3.0	пр	—	—	—
Головка	3.1	12.0	1.8	ст	—	7.0	Осоки, хвощ, арктофила
Окуновое	<1	2.0	—	ст	—	7.1	Осоки, арктофила, мхи, ряска
Пеляжье	<1	4.0	—	ст	—	7.4	Рдест
Безрыбное	<1	2.0	—	из	—	7.2	Осоки, хвощ, рдест, арктофила
Безымянное	<1	—	—	из	—	7.1	Мхи

Условные обозначения: ст – стоячие, пр – проточные, из – изолированные.

Прочерк – отсутствие данных.

не изучалось, мы условно разделили их по совокупности морфометрических признаков. К ледниковым отнесены следующие водоемы: 1) оз. Амбарты с относительно глубокой котловиной, с заливами и островком; 2) озера нормальной или средней глубины, овальные, лопастные по форме или с заливами – № 1 (Лопастьевидное), № 4, Няньты, Каляты, Кебесаты; 3) мелководные с неровным дном и берегами разной высоты (Пызантейты). В группу термокарстовых водоемов вошли изолированные, простой формы, мелководные озера № 1а, 1б, 1в, № 2, 3 (Безрыбное). Озера Амбарты и Лопастьевидное обследованы неоднократно.

Отбор проб в озерах окрестностей г. Воркута (рис. 3.1.2, табл. 3.1.2) проведен в составе экологического отряда в 1989 (июнь-

Таблица 3.1.2

Основные характеристики малых водоемов в бассейне р. Воркута

Озеро	Площадь, км ²	Температура воды, °С	рН	Основные макрофиты
Окрестности пос. Воргашор				
5	<1	15.0	6.9	Осоки, мхи
8	≈1	15.5	6.5	Осоки, ежеголовник, мхи
9	< 1	24.1	6.4	Осоки, мхи
10	≈1	16.5	6.2	Осоки, ежеголовник, мхи
28	<1	—	—	—
47	<1	—	—	Осоки, сабельник, мхи
48	≈1	4.0	6.7	Осоки, мхи, уруть
49	<1	4.0	6.0	Осоки, сабельник, мхи
50	<1	4.3	6.3	Осоки, сабельник, мхи
53	<1	4.0	—	Осоки, мхи
54	<1	8.0	6.7	Осоки, сабельник, мхи
56	≈1	17.0	6.7	Осоки, сабельник, мхи
Пос. Западный				
40	≈1	13.0	7.2	Осоки, сабельник, мхи
Пос. Цементнозаводский				
24	<1	—	—	Осоки, ежеголовник
Пос. Заполярный				
26	<1	20.0	7.8	Осоки, сабельник, мхи
Пос. Советский				
72	<1	12.0	6.3	Осоки
83	<1	—	—	Сфагновые мхи
Ст. Хановой				
43	≈1	20.6	6.6	Осоки, рдест
44	≈1	20.4	7.2	Осоки, мхи
Ст. Песец				
25	≈1	—	8.4	Осоки, хвощ, рдест
45	≈1	—	8.4	Осоки, хвощ, рдест, мхи

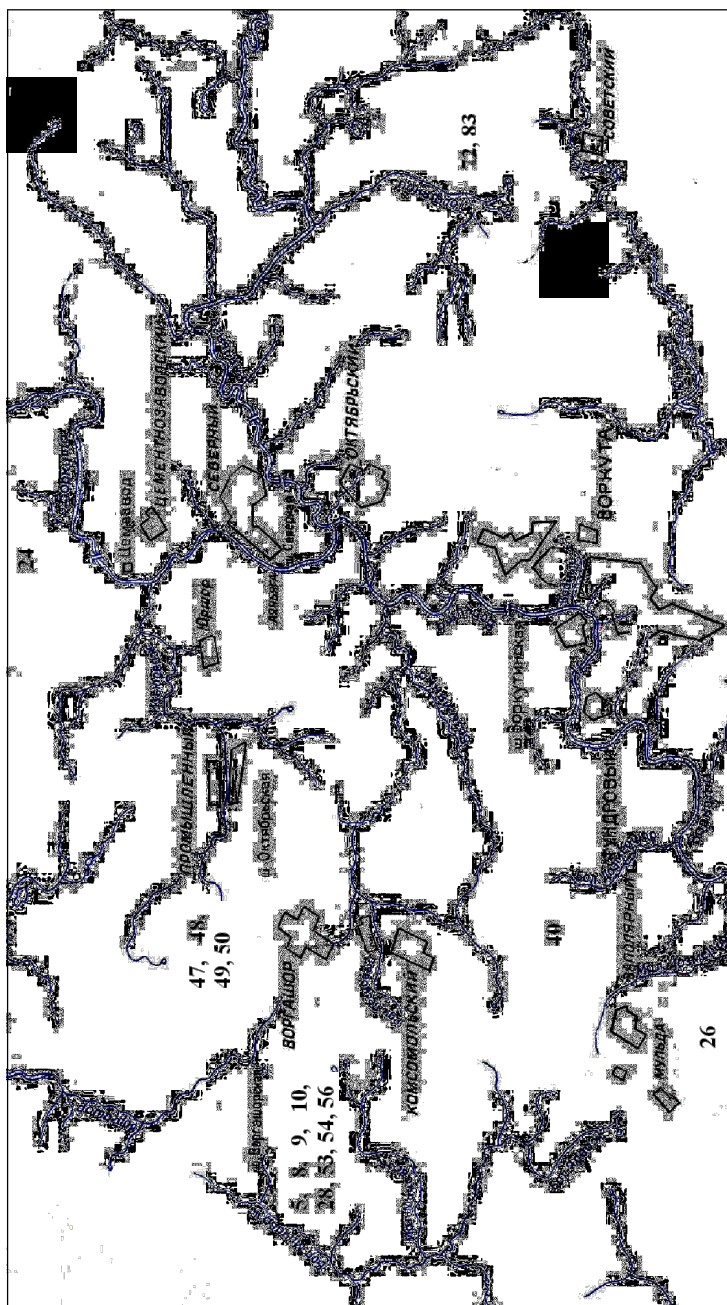


Рис. 3.1.2. Схема расположения водоемов в окрестностях г. Воркута.

сентябрь), 1991-1993 (июнь), 1995-1996 (июнь-сентябрь) и 2000 гг. (август). Основной целью экспедиций было получение данных о разнообразии споровых растений, в том числе диатомовых водорослей как индикаторных организмов для изучения изменения водных экосистем в условиях хозяйственного освоения района. В настоящей работе проанализирована лишь часть собранного материала, которая касается только фоновых водоемов, расположенных на ненарушенных территориях тундры вне какого-либо прямого воздействия антропогенных факторов.

Кроме личных сборов использованы материалы, предоставленные и другими коллекторами: М.В. Гецен, О.А. Лоскутовой, Е.Б. Фефиловой (озера Харбейской системы), М.В. Гецен (№ 83), Е.Н. Патовой (оз. 24), Л.В. Чугаевой и Н.В. Веховым (№ 25, 43-45), Л.Г. Хохловой и Е.Н. Патовой (озера в верховьях рек Кара и Уса). Характеристика их содержится в таблицах 3.1.1, 3.1.3.

Таблица 3.1.3

Основные характеристики озер в предгорьях Полярного Урала

Озеро	Площадь, км ²	Температура, воды, °С	pH	Основные макрофиты
Бассейн р. Хальмерью				
Хальмер-ты	≈1	—	—	—
Бассейн р. Кара				
1	<1	7	6.5	Осоки, мхи
2	≈1	6.7	8.2	Осоки, мхи
3	<1	7.0	6.7	Осоки, мхи
4	<1	6.4	6.8	Осоки, мхи
5	<1	6.5	6.4	Осоки, мхи
6	<1	—	—	Осоки, мхи
Бассейн р. Уса				
Проточное	>1	17.2	5.8-6.8	Осоки, мхи
2	≈1	18.6	5.0-6.1	Осоки, мхи
3	<1	16.2	6.3	Осоки, сабельник, мох
4	<1	—	5.8	Осоки, сабельник, мох
5	<1	—	—	Осоки, мхи
6	<1	13.2	6.6	Осоки, сабельник, мхи
7	<1	—	5.8	Осоки, мхи
Есто-то	≈1	—	6.6	Осоки

Всего для изучения диатомовых водорослей использовано 520 проб из 56 стоячих водоемов. Сборами охвачены основные экологические группировки: фитопланктон, фитоперифитон и фитобентос с учетом их экопического распространения в водоемах.

3.2. Методы сбора, обработки и анализа диатомовых водорослей

Обследование озер проводили в соответствии с общепринятыми рекомендуемыми методами (Методика..., 1975; Руководство..., 1983). Места для отбора альгологических проб выбирались в основном после тщательного осмотра водоемов, измерения глубин и обследования зарослей макрофитов. Число станций зависело от размеров водоема и его лимнологических характеристик. В относительно крупных озерах пробы отбирали по разрезам для того, чтобы полнее охватить местообитания водорослей, в малых водоемах – на двух-пяти станциях. Повторные сборы материала проводили на основных выбранных станциях.

Пробы **фитопланктона** собраны в типичных биотопах водоемов. В первую очередь, это наиболее глубокие участки открытой водной поверхности, где можно ожидать наибольшего развития водорослей этой экологической группы. В глубоких озерах – это пелагиаль, в мелких, где отсутствует значительная толща воды, – участки в центре водоема. Кроме того, для выявления экологической приуроченности планктонных диатомовых, а также роли случайных в этом сообществе видов сделаны сборы в открытой литорали и в прибрежье с зарослями макрофитов. Известно, что в водоемах нередко обнаруживается неравномерность в распределении планктона в горизонтальном направлении (Киселев, 1969), поэтому для сглаживания этих различий в малых озерах брали смешанную пробу из нескольких отдельных образцов или подпроб.

Качественные пробы фитопланктона объемом от 20 до 100 л собраны планктонной сетью Апштейна из мельничного газа № 76, при этом количество процеженной через сеть воды зависело от уровня развития водорослей. При слабом развитии концентрировали максимальный объем пробы фитопланктона, а в случаях высокого обилия или «цветения» водорослей объем фильтруемой воды ограничивали 20-30 л. Кроме того, использовали отстойный метод, чтобы не допустить потери мелких центричес-

ких форм диатомовых водорослей. Для этого пробу воды в количестве 1-2 л брали зачерпыванием непосредственно из поверхностного горизонта, а с глубины – батометром. После фиксации пробы формалином и отстаивания ее не менее двух суток воду над осадком сливали сифоном, и объем пробы доводили вначале до 100-200, затем до 15-30 мл.

Фитоперифитон. При наличии хорошо развитой водной растительности пробы эпифитона (обрастания растительных субстратов) отбирали, начиная от уреза воды и кончая границей распространения макрофитов. Исследовали как широко распространенные в озерах растения, так и малочисленные. При этом учитывали такие факторы, как волновое воздействие, типы донных отложений, состав (монодоминантные, смешанные) и густота зарослей. Принимая во внимание возможное варьирование диатомовых комплексов по количеству и составу даже на одинаковых субстратах, на каждой станции отбирали смешанные пробы – усредненный образец из 10-15 подпроб. Количество материала зависело от разнообразия субстратов на станциях и их положения в водоеме. В случаях плотного зарастания дна озерами куски дернины поднимали «кошкой». Также «кошкой» или якорем доставали растения с больших глубин. Пробы эпифитона отбирали ручным способом путем смыва и соскоба налета с подводных частей растений (стебли, листья, корни, корневища) в небольшое количество воды. Сбор проб эпифитона (обрастания камней) проведен тоже путем соскоба ножом налетов или корочек и смыва их в небольшое количество воды. При этом учитывали конкретные экологические условия в водоемах: глубину, наличие или отсутствие зарослей макрофитов. Пробы эпифитона представляют собой также смешанный образец из нескольких подпроб вследствие возможного неравномерного развития диатомовых. Мозаичное распределение водорослей имеет место (Habitat structure..., 1998) и зависит от влияния текстуры поверхности камней.

Фитобентос. В прибрежных мелководных участках без каменистого грунта пробы отбирали стеклянными и пластмассовыми трубками диаметром 7-10 мм или металлической ложечкой. Учитывая микро мозаичность распределения водорослей (Методика..., 1975), составляли смешанную пробу из нескольких подпроб. В прибрежной зоне при глубине 0.5 м и более, а также в центральной части озер на максимально выявленной глубине пробы отбирали илососом Перфильева путем засасыва-

ния части грунта с небольшим количеством придонной воды в приемник прибора. В отличие от дночерпателя он позволяет брать лишь верхний слой донных отложений, наиболее богатый живыми диатомеями. При наличии плотного грунта использовался скребок, соединенный с сачком из мельничного газа. Объемы проб жестко не ограничивали, иногда в случае очень слабого развития водорослей прибегали к концентрированию осадка.

Параллельно с отбором альгологических проб для выяснения условий обитания водорослей проводили измерения физико-химических параметров среды: температуры воздуха – прачевым термометром, воды – родниковым термометром, прозрачности – с помощью диска Секки, pH – калориметрическим способом. Отбор проб воды на химический анализ проведен автором (1988-1989, 2000 гг.) и другими коллекторами: 1973 г. – М.А. Витязевой, 1991 г. – Э.Е. Бер, 1992-1993, 1995-1996, 1999 гг. – Л.Г. Хохловой. Химический анализ воды выполнен Т.А. Власовой с участием автора, а также М.А. Витязевой, О.В. Кузнецовой, Н.Г. Валитовой, Ю.В. Шумковым, Л.Г. Хохловой в лабораториях Института биологии и М.Д. Тихоновым в гидрохимической лаборатории г. Воркута.

Первичную обработку альгологических проб в большинстве случаев проводили в экспедиционных условиях сразу после сбора для установления наличия диатомовых, их жизненного состояния и сопутствующих им представителей других отделов водорослей. При микроскопировании отдельно просматривали взвесь пробы и осадок, а также имеющиеся в пробе нити, пленки, слизь. После этого пробы фиксировали 40%-ным формалином, в ряде случаев – спиртом, так как фиксация им более предпочтительна ввиду лучшей сохранности форм колоний диатомовых (Определитель..., 1951).

Техническую подготовку проб проводили по общепринятой методике (Диатомовые..., 1974). После проверки различных способов очистки створок диатомовых от протопласта – холодного окисления перекисью водорода, концентрированной серной кислотой и кипячения в серной кислоте – последний способ был выбран как наиболее эффективный. При этом более длительный метод отстаивания после кипячения и промывания проб от кислоты предпочли центрифугированию, при котором возможно разрушение нежных створок некоторых видов. Препараты готовили путем заключения створок, освобожденных от протопласта, в анилин-формальдегидную среду Эльшаева с коэффициентом пре-

ломления 1.67-1.68. Использована также среда из смеси селена с серой (коэффициент 2.12). Для выявления характера колоний отдельных представителей и определения ряда тонкоструктурных видов использовали также прокаленные и временные препараты, изготовленные на основе среды из растворенной в скипидаре канифоли.

Определение проводили в постоянных препаратах с использованием иммерсионных объективов 90 и 100 при увеличении $\times 1000-1500$. Работа выполнялась на биологических микроскопах различных марок: МБИ-3, МБИ-6, Бимам Р-13, Биолом-И, Nu-2, Amplival, лучшими из них в эксплуатации оказались МБИ-6 и Amplival. Измерение створок и подсчет структурных элементов проводились с помощью окуляр-микрометра. Микрофотографирование выполнено автором с помощью микрофотонасадок МФН-11 и МФН-12 на фотопленку Микрат-200, Микрат-300 и Микрат Изопан. Электронное микроскопирование части материала проведено в Институте геологии Коми НЦ УрО РАН на трансмиссионном микроскопе Tesla-BS-500 А.А. Иевлевым. Образец готовили путем нанесения капли очищенного от органических веществ образца на сеточки с угольным напылением.

Идентификация диатомовых водорослей выполнена по отечественным и зарубежным определителям (Schmidt, 1874-1937; Диатомовый..., 1949-1950; Определитель..., 1951; Cleve-Euler, 1952-1955; Hustedt, 1961-1966; Patrick, Reimer, 1966, 1975; Krammer, Lange-Bertalot, 1986, 1988, 1991a, б; Диатомовые..., 1992 и др.). Для уточнения видов использовались также флористические статьи и монографические работы (Merilainen, 1969; Foged, 1973, 1981; Качаева, 1975; Tynni, 1975; Михайлов, 1975, 1976a, б; Лосева, 1982, 2000; Servant-Vildary, 1986; Макарова, Ахметова, 1987; Генкал, 1992; Бородулина, Макарова, 1993 и др.).

Объем и названия отдела, порядков, семейств и родов диатомовых водорослей приведены в основном по системе, принятой в отечественных определителях (Диатомовые..., 1988, 1992). Исключение составляет род *Synedra*, виды которого вошли в род *Fragilaria* (Krammer, Lange-Bertalot, 1991a). Наименования большинства видов и название семейства *Bacillariaceae* (ранее *Nitzschiaceae*) даны по определителям К. Краммера и Х. Ланге-Бертало (Krammer, Lange-Bertalot, 1986, 1988, 1991a, б). Некоторые внутривидовые таксоны (например, разновидности *Gomphonema parvulum*), сведенные в этих определителях в синонимику

видов, приведены в работе как самостоятельные таксономические единицы вследствие слабой изученности их морфологии и экологии, а также нестабильности современных таксономических преобразований. Пример таких преобразований – восстановление разновидности *Gomphonema acuminatum* var. *brebissonii* (Kutz.) Grun., отнесенную к синонимам *Gomphonema acuminatum* Ehr. (Krammer, Lange-Bertalot, 1986), в самостоятельный вид *Gomphonema brebissonii* Kutz. (Lange-Bertalot, Genkal, 1999). Учтены также некоторые последние изменения названий (Kusber, Jahn, 2003). Таксономические преобразования отдела диатомовых водорослей по системе F.E. Round, R.M. Crawford, D.G. Mann (1990) и их последователей (Czarnecki, Edlund, 1995; Bukhtiyarova, Round, 1996; Round, Bukhtiyarova, 1996 и др.) не использованы в работе. Они пока не являются общепринятыми, кроме того, это затруднило бы сопоставление полученных результатов с флористическими данными по другим регионам. В Приложении 1 приведен обобщенный список диатомовых водорослей, в котором крупные таксоны расположены в филогенетическом, а виды и внутривидовые таксоны – в алфавитном порядке. По Вашуткиным озерам включены литературные данные (Гецен, 1966). На фототаблицах (Приложение 2) представлены широко распространенные виды диатомовых, выявленные в озерах.

Для определения структуры диатомовых комплексов, соотношения и роли отдельных видов в сообществах применялись полуколичественные методы (глазомерные оценки обилия, в отдельных случаях – относительное или процентное обилие). Глазомерное обилие определяли путем подсчета створок диатомовых водорослей в произвольно взятых рядах препарата, которое выражалось в баллах по видоизмененной шестибалльной шкале Кольбе-Вислоуха (Растительный мир..., 1971). Подсчет включал от 200 до 500 створок в пробе в зависимости от равномерности развития и обилия видов. Известно, что для получения достоверных данных достаточно просчитать 200-300 створок (Давыдова и др., 1987). Шкала обилия диатомовых водорослей следующая: 1 – единично (менее 10 створок в препарате); 2 – редко (10 створок в препарате); 3 – нередко (1-10 створок здесь и далее – в ряду препарата); 4 – часто (11-25); 5 – очень часто (26-50); 6 – в массе (более 50 створок) при увеличении $\times 1000$. Показатель относительного обилия представляет собой процент числа створок данного вида от общего числа створок в препарате.

Выявление видов доминирующих комплексов (ДК) являлось наряду с определением систематического состава одной из наиболее важных частей камеральной обработки альгологических сборов. Нами принято, что доминирующий, или основной, комплекс объединяет таксоны с обилием от 3 до 6 баллов. Диатомовые с максимальной оценкой обилия 6 баллов являются при этом доминантами; субдоминанты с обилием 4-5 баллов занимают второе место в структуре сообществ, а представители с обилием 3 балла относятся к числу сопутствующих.

Измерение разнообразия диатомовых водорослей проведено путем расчета следующих показателей: таксономического разнообразия, коэффициентов сходства, индексов видового или структурного разнообразия Шеннона (H), доминирования Бергера-Паркера (D) и эквитабильности или выравнинности сообществ (E) (Мэгарран, 1992). Последние три индекса рассчитаны на основе относительного обилия. Таксономическое разнообразие: видовая насыщенность семейств и родов, родовая насыщенность семейств анализировались аналогично методам флористики сосудистых растений (Шмидт, 1984), которые стали широко применяться и в альгологии.

Коэффициент сходства Чекановского-Съеренсена, использованный для сравнения состава диатомовых водорослей различных биотопов или озер, рассчитывали по формуле (Мэгарран, 1992):

$$K_{\text{ч.с}} = 2C/A + B,$$

где A и B – число видов в каждом из сравниваемых водоемов, C – число общих для них видов. Коэффициент сходства выражен в долях единицы, полное сходство равно единице.

Видовое или структурное разнообразие рассчитано по формуле:

$$H = \sum p_i \ln p_i,$$

где H – индекс Шеннона, p_i – доля вида по отношению к общей численности видов в препарате. Выравнинность или эквитабильность сообщества определяли как

$$E = H/\ln S,$$

где E – эквитабильность, H – видовое разнообразие, S – число видов диатомовых в препарате.

Мерой доминирования основного вида и косвенно мерой разнообразия является индекс Бергера-Паркера. Он выражает относительную значимость наиболее обильного вида:

$$D = N_{\max}/N,$$

где $N_{\max}$ – число створок самого обильного вида; для удобства рекомендовано использовать его обратное значение $1/D$, так что увеличение этого показателя означает повышение разнообразия и снижение степени доминирования вида. В альгологии индекс до недавнего времени не применяли и используют еще незначительно. Кластерный анализ проведен с применением программы Statistica 6.

В эколого-географическом анализе использованы данные определителей, а также работ отечественных и зарубежных исследователей (Hustedt, 1937-1938, 1961-1966; Прошкина-Лавренко, 1953; Patrick, Reimer, 1966, 1975; Merilainen, 1967; Пастительный мир..., 1971; Sladeczek, 1973, 1986; Salden, 1978; Foged, 1981; Lange-Bertalot, 1986, 1988, 1991a, б; Whitmore, 1989; Барина и др., 2006 и др.). Основные характеристики (галобность, ацидофильность, принадлежность к биогеографической группе) нами обобщены (Лосева и др., 2004). По отношению к основным факторам среды диатомовые водоросли разделяются на группы.

1. По отношению к содержанию солей.

В работе анализируются экологические группы диатомей по отношению к фактору солености в соответствии с системой Кольбе (Прошкина-Лавренко, 1953 и др.), широко используемой и в настоящее время. Диатомовые разделяются на группы пресноводных (олигогалобов), солоноватоводных (мезогалобов) и морских видов (эвгалобы и полигалобы).

Олигогалобы – виды, которые населяют пресные воды или воды с очень слабой соленостью (олигогалинные); минерализация воды составляет от 0.01 до 5‰ (или 10-5000 мг/дм³). Они делятся на три подгруппы:

1. Галофобы – строго пресноводные виды, небольшое повышение концентрации солей в воде, особенно NaCl, действует на них негативно. Наиболее благоприятны воды, соленость которых не более 0.02‰ (20 мг/дм³). Это многие виды из родов *Eunotia*, *Pinnularia*, *Frustulia*, *Tetracyclus*, некоторые представители рода *Cymbella*, характерные большей частью для горных и северных водоемов. Нередко их называют сфагнофилами, так как они обитают обычно в воде с большим количеством гумусовых веществ.

2. Индифференты – пресноводные виды, они не реагируют на небольшое повышение или понижение солей в воде. Обитают

в пресных водах, но в незначительных количествах могут встречаться также в слабосоленой воде. Большого развития они достигают при солености 0.2-0.3‰ (200-300 мг/дм³).

3. Галофилы – виды, живущие обычно в пресной воде, но незначительное повышение NaCl для них благоприятно, и только в этих водах с минерализацией 0.4-0.5‰ (400-500 мг/дм³) и более они обильны.

Мезогалобы – обитают в солоноватых водоемах при солености от 0.2 до 30‰. Преимущественное развитие они получают при солености 5-30‰ (5-30 г/дм³).

II. По отношению к pH.

Проблема индикаторного значения по отношению к pH недостаточно разработана (Krammer, Lange-Bertalot, 1986). Дело не в прямом влиянии этого фактора, а в опосредованном – через растворимость различных веществ и их доступность для водорослей. Тем не менее анализ диатомовых по отношению к этому важнейшему фактору используется широко. По предложенной Ф. Хустедтом системе, диатомовые подразделяют на пять групп (Hustedt, 1939, по: Merilainen, 1967; Salden, 1978).

Алкалибионты встречаются при значениях pH выше 7.0, наилучшее развитие наблюдается выше 8.5, *алкалифилы* – при pH около 7.0 с наибольшим распространением выше 7.0 и ниже 8.5, *индифференты* – при pH около 7.0 (более правильное название «циркумнейтральные», используемое в зарубежных работах), *ацидофилы* – при pH около 7.0, но наиболее широко распространены ниже 7.0 и выше 5.5, *ацидобиионты* встречаются при pH ниже 7.0, оптимум распространения при pH 5.5 и ниже.

III. По отношению к содержанию нестойких органических веществ.

Диатомовые водоросли разделены на группы в соответствии с широко применяемой системой (Sladeczek, 1973, 1986): *ксеносапробы* (x) обитают в самых чистых водах; *олигосапробы* (o) развиваются в чистых водах с нормальным содержанием кислорода, растворенные органические вещества практически отсутствуют; *бетамезосапробы* (β) – зона их массового развития характеризуется присутствием аммиака, продуктами его окисления и повышенным содержанием органических веществ; *альфамезосапробы* (α) – в воде, где они развиваются в массе, также имеются аммиак, продукты его окисления, кислород и высокое содержание легко окисляемых органических веществ; *полисапробы* (p) характерны для среды без кислорода, с наличием в воде

белков, сероводорода и других веществ. Кроме этого, имеются промежуточные группы видов.

В конечном итоге составлен сводный систематический список в программе EXCEL, который включает экологические, географические характеристики диатомовых водорослей, сведения об их распространении и обилии в исследованных водоемах.

Благодарности

Первые консультации по сбору альгологического материала, технической подготовке проб к определению диатомовых водорослей, а также ценные советы при написании работ даны д.б.н. М.В. Гецен (Экологический центр по изучению и охране восточноевропейских тундр), за что я ей искренне признательна. Я благодарна моему руководителю, д.б.н. И.В. Макаровой (Ботанический институт РАН, Санкт-Петербург), безвременно ушедшей из жизни, д.б.н. С.И. Генкалу (Институт биологии внутренних вод, пос. Борок) и д.г.-м.н. Э.И. Лосевой (Институт геологии Коми НЦ УрО РАН) за помощь в определении некоторых трудных видов и предоставленную возможность пользоваться зарубежными определителями.

В сборе альгологического материала помогали лаборанты лаборатории экологии и охраны тундры Э.Е. Бер и С.В. Вавилова, которые осуществляли также техническую подготовку проб и приготовление постоянных препаратов наряду с автором. Помощь в приготовлении препаратов оказывали и студенты-дипломники Сыктывкарского государственного университета Т.А. Коюшева, Т.В. Бондаренко. Электронное микрофотографирование части материала проведено в Институте геологии Коми НЦ инженером А.А. Иевлевым. В овладении компьютером на первых порах оказали помощь сотрудники лаборатории экологии и охраны тундры Е.Н. Патова, И.А. Лавриненко, Т.А. Коданева. Надежными спутниками в экспедиционных маршрутах разных лет были М.А. Витязева, М.В. Гецен, Г.П. Сидоров, Н.В. Вехов, С.В. Вавилова, Е.Н. Патова, Э.Е. Бер, Л.Г. Хохлова и А.В. Калмыков. Выражаю искреннюю признательность всем, кто помог мне советом, делом, критическими замечаниями и дружеской поддержкой.

4. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ДИАТОМОВЫХ КОМПЛЕКСОВ В ОЗЕРАХ

Диатомовые водоросли характеризуются различием видового состава, доминирующих видов, степени развития в тундровых озерах. Поэтому характеристика основных типов диатомовых комплексов (фитопланктона, перифитона, фитобентоса) дается по группам водоемов, сходных по происхождению и лимнологическим особенностям, которые определяются климатическими и локальными ландшафтными условиями.

4.1. Фитопланктон

В составе этой экологической группировки, следуя трактовке И.А. Киселева (1969) и его предшественников-планктологов, рассматриваются все диатомовые, встречающиеся в толще воды. Среди них как истинно планктонные и факультативно-планктонные виды, так и случайные формы из обрастаний различных субстратов и фитобентоса (тихо-планктонные). Водоросли последних группировок, находясь во взвешенном состоянии, также участвуют в образовании органического вещества планктона.

Диатомовые водоросли – один из важнейших компонентов фитопланктона тундровых озер, им принадлежит ведущая роль в разнообразии и численности совместно с зелеными, золотистыми и синезелеными водорослями. Однако значение диатомовых в планктонных сообществах различно. Хотя их доля от суммарных величин численности и биомассы в озерах тундры и лесотундры достигает 50-100% (Летанская, 1974; Гецен, 1985; Трифонова, Петрова, 1994; Шаров, 2004 и др.), во многих водоемах по этим показателям они уступают другим группам водорослей. Структура диатомовых комплексов фитопланктона зависит от многих факторов. Одним из них является глубина озер, так как основная ниша планктонных водорослей – толща воды. Немаловажное значение имеет происхождение водоемов, определяющее особенности физико-химических параметров их вод.

Ледниковые озера. Фитопланктон исследованных *глубоких озер* характеризуется различием видового богатства и уровня развития диатомовых водорослей. Наиболее разнообразны и обильны они в планктоне оз. Бол. Харбей, самого крупного и глубокого среди исследованных водоемов. Условия температурного режима, насыщенность воды кислородом, содержание кремния и других биогенных веществ оптимальны (Власова, 1976) для развития диатомовых водорослей. Благоприятным фактором является также приточно-сточный характер озера, что нередко в тундровой зоне. В планктоне озера найдено 146 видов с учетом внутривидовых таксонов, однако видовое богатство этой экологической группировки формируется в основном за счет обитателей дна и обрастаний (рис. 4.1.1). Истинно планктонные диатомовые составляют всего около 9%, однако именно они достигают наибольшего развития в планктоне глубоких озер с хорошо выраженной водной толщей. Соответственно их доля в составе доминирующих комплексов значительно выше (35%). Среди типичных представителей фитопланктона по числу таксонов преобладает род *Aulacoseira*. Роды *Stephanodiscus*, *Cyclostephanos*, *Cyclotella*, *Asterionella*, *Tabellaria* содержат один-два вида. Ведущими видами являются *Aulacoseira islandica*, *A. subarctica*, *Asterionella formosa* и *Tabellaria fenestrata*.

Состав фитопланктона и число представителей доминирующего комплекса в разных биотопах озера неоднородны. В планктоне пелагиали, наиболее глубокой (18.5 м) центральной части водоема, диатомовые разнообразны (рис. 4.1.2), обильны и могут достигать «цветения», но за счет отдельных видов. Большая часть диатомей встречается с обилием «единично» (табл. 4.1.1). Ведущая роль принадлежит здесь холодолюбивому стенотермному виду *Aulacoseira islandica*, который развивается в массе и имеет наи-

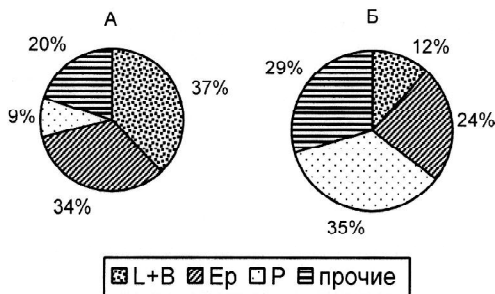
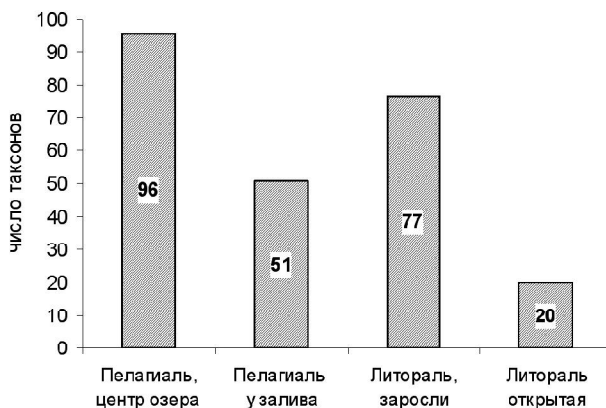


Рис. 4.1.1. Соотношение диатомовых по предпочтению местообитаний в составе (А) и доминирующем комплексе (Б) фитопланктона оз. Бол. Харбей: L – литоральные, В – донные, Ep – эпифитные, P – планктонные виды, прочие – обитатели двух-трех группировок.

Рис. 4.1.2. Разнообразие диатомовых водорослей фитопланктона в разных биотопах оз. Бол. Харбей.



большее относительное обилие (рис. 4.1.3). Субдоминантами являются *Asterionella formosa* и *Tabellaria fenestrata*, последний вид одинаково характерен для фитопланктона и сообществ обрастаний (Patrick, Reimer, 1966). В числе сопутствующих наиболее постоянны планктонные виды *Aulacoseira subarctica* и *Fragilaria radians*. *Cyclostephanos dubius*, *Cyclotella rossii* и *Stephanodiscus minutulus* малочисленны, остальные единичны. Нередко встречается *Tabellaria flocculosa* – вид, характерный в большей мере для обрастаний, реже – отдельные литоральные и донные представители родов *Fragilaria* и *Navicula*. Это создает впечатление однообразия состава фитопланктона.

Несмотря на большую глубину и удаленность от берегов, в толще воды постоянно присутствуют диатомеи непланктонных сообществ. Хотя большинство из них встречаются с единичным обилием, в целом их относительное обилие может превышать обилие некоторых планктонных видов. Этому способствуют ветровое перемешивание водных масс и вынос клеток водорослей далеко за пределы их типичных местообитаний.

Несмотря на большую глубину и удаленность от берегов, в толще воды постоянно присутствуют диатомеи непланктонных сообществ. Хотя большинство из них встречаются с единичным обилием, в целом их относительное обилие может превышать обилие некоторых планктонных видов. Этому способствуют ветровое перемешивание водных масс и вынос клеток водорослей далеко за пределы их типичных местообитаний.

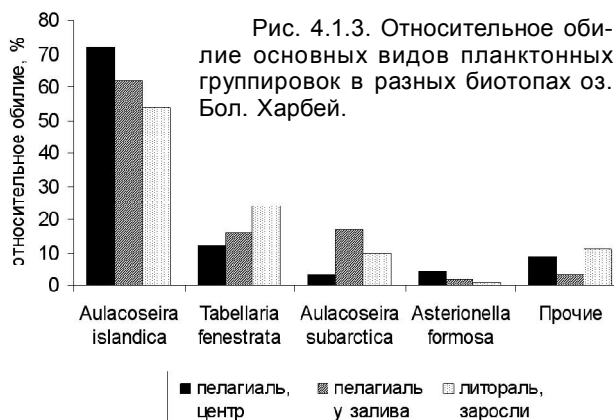
Таблица 4.1.1

Распределение диатомовых водорослей фитопланктона по группам обилия в разных биотопах оз. Бол. Харбей

Биотоп	Группа обилия, балл					Всего
	6	5	4	3	1-2	
Пелагический центр озера	1	1	1	6	87	96
Пелагический у залива	3	1	—	1	46	51
Литоральный заросли	—	2	3	3	69	77
Литоральный открытая	—	—	—	3	17	20

Вблизи залива озера (глубина 14 м) турбулентность вод ниже, вследствие этого и разнообразие водорослей здесь значительно меньше (рис. 4.2.1). Доминирующие комплексы в планктоне этого биотопа сходны с таковыми центральной части озера; преобладает чаще всего также *Aulacoseira islandica*. Однако в отдельные периоды *Asterionella formosa* и *Aulacoseira subarctica* достигают положения содоминантов. Комплекс сопутствующих видов включает *Aulacoseira italica*, *A. italica* f. *curvata*, *A. valida* и *Tabellaria flocculosa*. С низким обилием, но постоянно встречаются *Cyclotella rossii*, *Fragilaria danica*, *F. delicatissima* var. *angustissima*, *F. radians*, *Diatoma elongatum*.

В планктоне зарослевой литорали (глубина 1 м) диатомовые разнообразны, но менее обильны по сравнению с глубокими участками озера. Этот биотоп сходен с пелагиалью по составу диатомей и комплексу ведущих видов, однако их обилие отличается. Основное значение здесь имеют *Asterionella formosa* и *Tabellaria fenestrata*, достигающие положения доминантов, а также *Aulacoseira subarctica* (субдоминант), в то время как *A. islandica* находится лишь среди сопутствующих видов. Однако иногда этот ведущий вид пелагиали преобладает с оценкой обилия «часто» и в прибрежье, причиной этого могут быть нагонные явления в результате сильных ветров. Положения доминанта иногда может достигать также типичный обитатель прибрежных зарослей *Tabellaria flocculosa*, а субдоминанта – литоральный вид *Fragilaria pinnata*. Присутствие форм бентоса (из родов *Fragilaria*, *Navicula*, *Stauroneis*, *Pinnularia*, *Caloneis*, *Nitzschia*) и особенно обрастаний (из родов *Cymbella*, *Epithemia*, *Gomphonema* и др.) в при-



брежном планктоне среди макрофитов – закономерное явление. Сопутствующими компонентами в фитопланктоне зарослевой литорали наряду с истинно планктонными видами являются *Caloneis silicula*, *Cymbella minuta*, *Fragilaria*

construens, *F. construens* f. *venter*, *Navicula jaernefeltii*, *N. minuscula*, *N. radiosa*, *Pinnularia mesolepta* и др. Непостоянство видового богатства и сочетания основных представителей доминирующего комплекса как в пелагиали, так и в зарослевой литорали объясняется перераспределением диатомовых водорослей по акватории в результате ветрового воздействия, выносом их из залива в открытую часть озера, оседанием на макрофиты и дальнейшим смывом клеток в толщу воды. Близость зарослевого побережья способствует постоянному пополнению фитопланктона видами – обитателями дна и обрастаний водных растений.

Наименее разнообразны и обильны диатомовые водоросли в планктоне открытой, беззарослевой литорали, особенно с песчаным грунтом. С невысоким обилием встречаются *Fragilaria famelica*, *Gomphonema truncatum*, *Navicula radiosa*; планктонные виды, обычные для других биотопов, здесь единичны. В одном случае отмечено массовое развитие эпибионта *F. cyclopus*. Бедность видового состава и слабое развитие диатомовых объясняются в основном волновым воздействием. При отсутствии зарослей макрофитов оно действует разрушающе на тонкие створки многих планктонных видов.

В планктоне оз. Окуновое, которое является придаточным водоемом оз. Бол. Харбей и соединяется с ним протокой, диатомовые водоросли преобладают по обилию. Однако в отдельные годы они уступают синезеленым, развивающимся в массе. В качестве одной из причин (Гецен, 1976) могут быть особенности погодных условий – раннее прогревание воды после вскрытия озера. Экологические условия оз. Окуновое и зарослевой литорали оз. Бол. Харбей близки по малой глубине, наличию зарослей макрофитов, гидрохимическому режиму. Это определяет видовое богатство диатомовых (108 видов с внутривидовыми таксонами) и сходство основных представителей. В центральной части озера преобладают *Asterionella formosa*, *Aulacoseira islandica*, *A. subarctica* и *Tabellaria fenestrata*. Виды родов *Cyclotella* и *Fragilaria* единичны. В планктоне также много случайных форм.

Фитопланктон глубоких проточных озер отличается небольшим разнообразием и слабым развитием диатомовых водорослей. Например, в оз. Малый Харбей они представлены всего 39 видами с разновидностями. Основной комплекс состоит из *Aulacoseira islandica*, *A. subarctica*, *Tabellaria fenestrata* и *T. flocculosa*, но оценки их обилия не превышают 3 баллов. Остальные

виды редки и единичны. Возможно, это объясняется гидрологическими особенностями водоема. Среди озер Харбейской системы оно имеет наибольший показатель условного водообмена. Слабое развитие фитопланктона было установлено также для озер с большой проточностью в Вашуткиной системе (Гецен, 1966). Имеют значение и особенности оз. Малый Харбей: нерасчлененность береговой линии, преобладание песчаных донных отложений, неразвитость придаточной системы водоемов.

Фитопланктон оз. Амбарты, самого глубокого из исследованных озер в бас. р. Коротаиха, отличается очень слабым развитием диатомовых водорослей. В пелагиали отмечены лишь единичные клетки *Asterionella formosa*, *Aulacoseira islandica* и *Tabellaria fenestrata*. Среди зарослей макрофитов в планктоне встречается также *Tabellaria flocculosa*. В других экологических группировках – фитоперифитоне и фитобентосе – планктонные виды также найдены с обилием «единично»; состав их близок к таковому в озерах Бол. и Малый Харбей. В то же время наблюдается высокое обилие синезеленых водорослей (*Anabaena* sp.), для которых одним из благоприятных условий является слабая проточность озера. «Цветение» синезеленых может приводить к угнетению диатомовых в фитопланктоне.

Массовое развитие планктонных диатомовых выявлено в очень малом относительно глубоком оз. № 4, расположенном поблизости от Амбарты. Одновременно два вида – *Aulacoseira islandica* и *Asterionella formosa* – достигают здесь высокого обилия в фитопланктоне центральной части озера (глубина 5 м), являясь содоминантами; им сопутствуют *Tabellaria fenestrata* и *Fragilaria virescens* var. *oblongella*. Мелководное побережье в этом водоеме практически отсутствует, и обилие этих представителей у берега с галечным грунтом и редкими осоками низкое. Участие донных видов и форм обрастаний в сообществе также незначительно.

Фитопланктон в озерах нормальной глубины характеризуется также неоднородностью развития и разнообразия диатомовых водорослей.

Озеро Головка, самое большое по площади в этой группе, является практически отчленившимся заливом оз. Бол. Харбей. Озеро сходно по основным гидрохимическим параметрам с другими озерами системы, но отличается меньшей глубиной, расчлененностью береговой линии и хорошо развитой придаточной системой водотоков (Сидоров, 1974). Относительная мелковод-

ность обеспечивает лучшую прогреваемость воды и повышенное содержание органических веществ (Продуктивность..., 1976). Вследствие этого в оз. Головка более интенсивно развиваются макрофиты по сравнению с оз. Бол. Харбей (Кочанова, 1976). Эти факторы обуславливают значительное влияние непланктонных сообществ на формирование состава фитопланктона. Озеро Головка характеризуется массовым развитием диатомовых водорослей при относительно небольшом разнообразии (40 таксонов) и отличается от других водоемов структурой доминирующих комплексов. Массового развития достигают сразу несколько представителей: *Aulacoseira islandica*, *A. subarctica*, *Asterionella formosa*, *Tabellaria fenestrata* и *Diatoma elongatum*. Последний вид только в этом озере имеет высокое обилие. Планктонные виды родов *Cyclotella* и *Fragilaria* единичны. Из числа случайных нередко встречаются *Tabellaria flocculosa* и некоторые другие.

Морфометрически сложное оз. Лопастьевидное, небольшое по площади и состоящее из трех узких заливов, отличается своеобразием фитопланктона. Большей частью он слабо развит, состав диатомовых водорослей в этом сообществе беден и включает всего 23 таксона. Несмотря на небольшую глубину, такие водоемы благодаря расчлененности на заливы в меньшей степени подвержены ветровому воздействию и взмучиванию перифитонных и донных диатомей. Тем не менее, основная часть состава фитопланктона здесь также представлена случайными водорослями, в то время как типичные обитатели этого сообщества составляют в доминирующем комплексе около трети (рис. 4.1.4).

Однако доля истинно планктонных видов в составе фитопланктона здесь больше, чем, например, в оз. Бол. Харбей. При этом и соотношение планктонных диатомей по сравнению с дру-

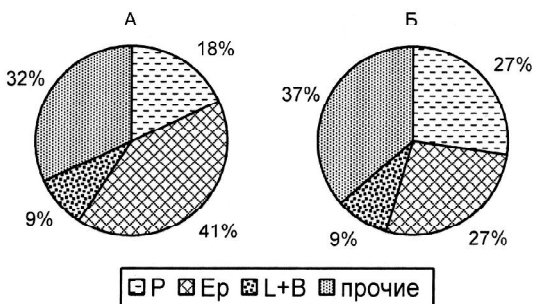


Рис. 4.1.4. Соотношение диатомовых водорослей по предпочтению местообитаний в составе (А) и доминирующем комплексе (Б) фитопланктона в оз. Лопастьевидное.

гими экологическими группами в доминирующем комплексе несколько выше, чем в видовом составе.

Преобладает в планктоне открытых участков озера (глубина 0.5-1.0 м) *Tabellaria fenestrata*, второе место занимает *Asterionella formosa* (рис. 4.1.5). Сопутствующими являются *Aulacoseira islandica* и *A. subarctica*. В зарослях одной из лопастей основное значение в планктоне имеют эпифитные и литоральные виды – *Achnanthes minutissima* и *Tabellaria flocculosa*. В других лопастях озера их дополняют *Cymbella minuta*, *Gomphonema parvulum*, *Fragilaria pinnata*, *F. construens*, *F. vaucheriae* var. *capitellata*. В фитопланктоне каменистого побережья, в условиях прибоа, диатомовые большей частью единичны, нередко встречаются лишь *Tabellaria fenestrata*, *T. flocculosa* и *Achnanthes minutissima*.

В других водоемах этой группы и в мелких ледниковых озерах диатомовые водоросли слабо развиты. В то же время отмечено преобладание синезеленых *Anabaena* sp., *Nostoc* sp. или одноклеточных хлорококковых водорослей (озера Няньты, Каляты, Кебесаты, Пызантейты). В толще воды при этом встречаются лишь единичные клетки *Aulacoseira subarctica*, *Asterionella formosa*, *Tabellaria fenestrata*, *Fragilaria virescens*, *F. cyclopus* и

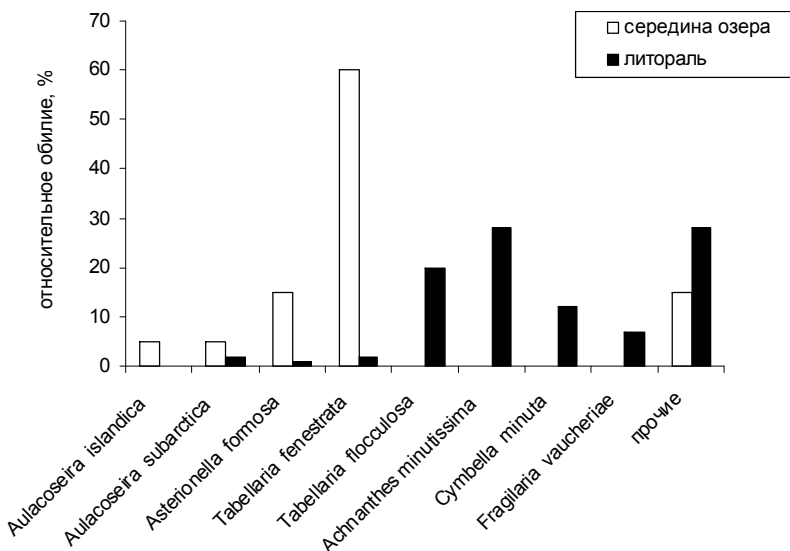


Рис. 4.1.5. Распределение основных видов диатомовых в фитопланктоне разных биотопов оз. Лопастьевидное.

некоторые другие, в основном представители обрастаний и фитобентоса. Слабое развитие диатомовых и «цветение» синезеленой водоросли *Nostoc linckia* Roth. наблюдалось и в ледниковом оз. Проточное в предгорьях Урала (Стенина и др., 2001).

Термокарстовые водоемы. Эта группа объединяет в основном малые мелкие озера и озёрки. Роль диатомовых водорослей в формировании планктонных сообществ в них незначительна. Планктон изолированного оз. Безрыбное в бас. р. Коротаиха беден диатомовыми. Обилия «нередко» достигают лишь *Asterionella formosa* и *Fragilaria cyclopus* при доминировании синезеленых и зеленых водорослей. Основу этой группировки в оз. № 2, слабый сток из которого поступает в оз. Амбарты, также составляют синезеленые водоросли; диатомовые единичны. В очень малых мелких водоемах (оз. № 1а, бас. Коротаихи) планктон представлен преимущественно одноклеточными зелеными водорослями и беспозвоночными. С обилием «нередко» встречаются *Asterionella formosa*, *Tabellaria fenestrata* и «единично» – *Aulacoseira islandica*. В таких же озерах окрестностей Воркуты и предгорья Полярного Урала планктон содержит *Aulacoseira distans*, *A. alpigena* с обилием «нередко» и *Tabellaria fenestrata* – «единично». Постоянные компоненты фитопланктона – формы обрастаний и фитобентоса.

Полученные результаты позволили выявить общие черты и особенности диатомового компонента в фитопланктоне исследованных водных экосистем. Установлено, что представители этой группы водорослей широко распространены в планктоне тундровых озер, однако их массовое развитие и доминирующее значение – явление не повсеместное в этой природной зоне. В одни и те же сроки можно наблюдать как высокое разнообразие и обилие, так и слабое развитие и даже отсутствие диатомовых водорослей в планктоне относительно глубоких озер независимо от площади водного зеркала. Подобная неравномерность развития диатомовых водорослей в тундровых озерах обусловлена как абиотическими, так и биотическими факторами. Это не только гидрохимический режим, в частности, содержание биогенных элементов и дополнительное питание озер, которые в целом благоприятны для развития водорослей, но и гидрологические особенности водоемов: высокая проточность или ее отсутствие. Известно, что в условиях замедленного водообмена роль диатомовых водорослей в планктоне снижается, а синезеленых увеличивается (Солоневская, 1964; Даценко, 2002; Dembowska, 2002 и

др.). Этому способствует высокая конкурентная способность синезеленых водорослей в озерах разных трофических типов (Сиренко, Козицкая, 1988; Петрова, 1990 и др.). Важную роль в формировании фитопланктона играют продуцируемые синезелеными водорослями метаболиты и продукты постлетального разрушения их клеток, которые действуют на водоросли, в том числе диатомовые, угнетающе.

Обилие диатомовых водорослей в планктоне малых неглубоких тундровых водоемов также неодинаково. Мелководность озер и полное промерзание их зимой не способствуют развитию фитопланктона; ограничивающим фактором может быть и высокая цветность воды, которая снижает ее прозрачность. Слабое развитие фитопланктона как ценоза выявлено для термокарстовых озер в материковых, приморских тундрах и на арктических островах (Флеров, 1925; Ширшов, 1935; Гецен, 1966; Miller et al., 1978; Стенина, 1994; Трифонова, Петрова, 1994; Stenina et al., 2000; Laybourn-Parry, Marsall, 2003; Bonilla et al., 2005). В планктоне большинства таких мелководных водоемов диатомовые водоросли слабо развиты, бедны по видовому составу или вообще отсутствуют, основное значение имеют представители Chrysophyta, Cryptophyta и Chlorophyta.

Однако в некоторых небольших мелководных продуктивных озерах все-таки наблюдается высокое обилие диатомовых, что установлено для северных регионов рядом исследователей (Комаренко, Васильева, 1975; Moore, 1979; Трифонова, 1990 и др.). Массовое развитие этой группы водорослей в фитопланктоне очень малых термокарстовых водоемов глубиной 2-4 м наблюдалось нами также в озерах центральной части Большеземельской тундры и в Малоземельской тундре. Одной из причин этого явления может быть не только быстрое прогревание воды таких водоемов или улучшение гидролого-гидрохимического режима за счет связи их с более крупными озерами, но и повышение концентрации соединений биогенных элементов в результате обогащения их вод органическими веществами выделений птиц (Sculberg, 1996). Действительно, естественное эвтрофирование малых озер тундры может иметь зоогенное происхождение, например, вследствие массового гнездования куропаток вблизи водоемов, что наблюдалось нами в бас. р. Варкневхыяха (Стенина, 1994). Однако состав диатомовых-доминантов фитопланктона в мелководных термокарстовых водоемах несколько иной (Васильева, Ремигайло, 1980; Трифонова, Петрова, 1994; Stenina et al., 2000), чем в

глубоких ледниковых озерах. В связи с вышеизложенными данными представление о наибольшей связи плотности диатомовых в планктоне с глубиной озер (Moore, 1979) не кажется бесспорным.

Одна из общих черт состава диатомовых водорослей фитопланктона исследованных озер – значительное видовое богатство в нестратифицированных озерах вследствие их гидрологической особенности – почти постоянно высокой турбулентности воды. Разнообразие истинно планктонных видов при этом небольшое, что отмечается и для водоемов западной части Большеземельской тундры (Стенина, 1994; Трифонова, Петрова, 1994). Однако частая встречаемость случайных видов в планктоне установлена не только для водоемов тундровой зоны (Ширшов, 1935; Ермолаев и др., 1971; Гецен, 1985; Трифонова, 1990; Науменко, Семенова, 1996; Шаров, 2004 и др.), но и более южных широт (Антропогенное..., 1981; Фитопланктон..., 1997; Сафонова, Митрофанова, 1998; Генкал, Трифонова, 2007 и др.). Водные массы в гомотермных озерах различных географических зон и водохранилищах с большой площадью водного зеркала при малых глубинах литорали легко подвергаются воздействию ветра, в результате чего толща воды обогащается донными и перифитонными формами. В условиях устойчивой летней стратификации для планктона небольших водоемов характерны преимущественно истинно планктонные виды, составляющие около 50% всех водорослей (Корнева, 1990; Палагушкина, 2000).

Общей чертой является и неравномерность горизонтального распространения диатомовых водорослей в относительно больших глубоких озерах, несмотря на однородность распределения основных химических ингредиентов в воде. Планктонные комплексы различных биотопов – пелагиали и литорали – отличаются. Роль *Aulacoseira islandica* в формировании фитопланктона от пелагиали к зарослевой и открытой прибойной литорали значительно уменьшается. Обилие *A. subarctica* выше в глубоких участках у берегов, чем в пелагиали. Виды *Tabellaria fenestrata* и *Asterionella formosa* часто встречаются как в глубоких участках озер, так и в прибрежном планктоне. Небольшое обилие в разных биотопах характерно для тихопланктонного вида *Tabellaria flocculosa*. Частая встречаемость видов родов *Asterionella* и *Tabellaria* как в литорали глубоких озер, так и в мелководных обеспечивается за счет их плавучести. Морфологические особенности звездчатых и неправильно лентовидных колоний способ-

ствуют поддержанию их во взвешенном состоянии при повышенной турбулентности воды, в отличие от прямых нитчатых колоний *Aulacoseira* или одноклеточных крупных представителей рода *Fragilaria*. Обилие диатомовых водорослей от пелагиали к литорали уменьшается.

Доминирующие комплексы диатомовых водорослей исследованных озер в целом сходны по составу, хотя несколько отличаются по роли отдельных видов в сообществах. Наиболее важными в ценоотическом отношении являются виды родов *Aulacoseira*, *Tabellaria*, *Asterionella* и в отдельных озерах – *Diatoma*; на втором месте по значимости находится род *Fragilaria*. Комплекс доминантов, претерпевая изменения по отдельным озерам, включает типичные планктонные виды *Aulacoseira islandica*, *A. subarctica*, *Asterionella formosa* и литорально-планктонные *Tabellaria fenestrata*, *Diatoma elongatum*. Виды *Cyclotella rossii*, *C. stelligera*, *Stephanodiscus minutulus* по обилию занимают место сопутствующих. В фитопланктоне тундровых озер нередко встречаются мелкие виды с нежной структурой створок – в основном видов из обрастаний: *Achnanthes calcar*, *A. gracillima*, *A. laterostrata*, *A. suchlandtii*, *Navicula atomus*, *N. jaernefeltii*, *N. minuscula* var. *muralis* и др. На эту особенность, характерную, по-видимому, для водоемов высоких широт, обратил внимание еще П.П. Шишов (1935) при изучении водорослей водоемов на островах Новая Земля и Земля Франца-Иосифа.

Сравнение полученных результатов с опубликованными данными показало, что состав ведущих видов диатомовых в фитопланктоне озер востока Большеземельской тундры сходен с озерами российской и зарубежной Субарктики. В территориально близких озерах Сейто и Дияты (система Вашуткиных озер) основными компонентами планктона являлись также *Melosira islandica*, *Tabellaria fenestrata* и *Asterionella formosa* (Гецен, 1985). Северная холодолюбивая диатомея *Aulacoseira subarctica* не была отмечена для планктона Вашуткиных озер (Гецен, 1966). Среди сопутствующих видов наряду с *Melosira italica* приводится также *M. granulata*, хорошо отличающаяся морфологически от других видов этого рода. В тундровых водоемах нами найдены лишь единичные экземпляры *Aulacoseira granulata*, хотя в таежных озерах наблюдается массовое развитие этого вида (Стенина, 1983). *A. granulata* рассматривается (Петрова, 1990; Трифонова, 1990; Krammer, Lange-Bertalot, 1991a) как один из массовых видов крупных олиготрофных озер умеренного пояса. Это теплолюби-

вый вид, обилие которого увеличивается по мере эвтрофирования. Возможно, условия обитания в глубоководных Вашуткиных озерах, где сохраняется летний температурный режим – 16.6 °C (Зверева и др., 1966), для данного вида благоприятны. В водоемах арктических тундр известны единичные местонахождения этой диатомеи (Генкал, Вехов, 2007).

Такая типичная черта фитопланктона тундровых озер, как главенствующая роль *Aulacoseira islandica* и *A. subarctica* установлена и для других крупных озер на востоке Большеземельской тундры (Гецен, 1985), в ее центральной части: верховьях рек Колвы, Хоседаю (Трифенова, 1990; Трифенова, Петрова, 1994) и бас. р. Варкневхьяха (Стенина, 1994). Сходство ряда основных видов фитопланктона исследованных озер из родов *Aulacoseira*, *Asterionella* и *Tabellaria* выявляется при сравнении их с водоемами других районов тундры и лесотундры: Волчьей и Монче тундр (Видовой состав..., 1935), других водоемов Кольского п-ова (Летанская, 1974; Никулина, 1975; Шаров, 2004) на европейском Севере и с водоемами п-ова Ямал (Науменко, Семёнова, 1996), Таймырского (Ермолаев и др., 1971; Ермолаев и др., 2003), Гыданского полуостровов (Полымский, 1971) и Якутии (Комаренко, Васильева, 1975; Васильева, Ремигайло, 1980) в азиатском секторе России. Установленные для исследованных районов тундры ведущие виды планктона часто встречаются также в олиготрофных арктических и субарктических водоемах северных территорий Канады (Schindler, Holmgren, 1971; Sheath, Steinman, 1982 и др.).

По значительной роли в фитопланктоне представителей родов *Aulacoseira*, *Asterionella* и *Tabellaria* исследованные озера сближаются с некоторыми таежными водоемами: Ладожским и Онежским озерами (Петрова, 1968, 1990; Вислянская, 1982), водоемами Валаамского архипелага (Маринич, 1994) и другими озерами Карелии (Лаврентьева, 1976; Трифенова, 1979; Иешко, Коваленко, 1991; Генкал и др., 1997; Современное..., 1998 и др.). Некоторые виды развиваются также в крупных озерах и водохранилищах умеренной полосы (Антропогенные факторы..., 1975; Антропогенное влияние..., 1981; Корнева, 1993; Фитопланктон..., 1997; Ляшенко, 2001). Однако при этом холодолюбивые виды *Aulacoseira islandica* и *A. subarctica* обильны в зимний и весенне-осенний периоды при относительно низких температурах воды. Основой такого сходства могут быть также близкий трофический статус водоемов (олиго- и мезотрофный) и относительно широкая экологическая валентность видов.

Особенность исследованных тундровых водоемов заключается в слабом развитии или отсутствии *Aulacoseira ambigua*, *A. granulata*, *Fragilaria crotonensis* и видов рода *Rhizosolenia*. Все они являются индикаторами повышенной трофности. Некоторые из них встречаются в мезо- и эвтрофных озерах Субарктики (Schindler, Holmgren, 1971; Sheath, Munawar, 1974; Laybourn-Parry, Marshall, 2003). Не выявлены в планктоне изученных водоемов представители рода *Atteya*, которые найдены с заметным обилием в озерах центральной части Большеземельской тундры (Стенина, 1994; Трифонова, Петрова, 1994). Низким обилием отличаются виды родов *Cyclotella* и *Stephanodiscus*. Они не имеют ценотического значения и представлены малым числом таксонов по сравнению с планктонными сообществами глубоких горных озер, где довольно разнообразны и являются ведущими (Moore, 1978, 1979; Генкал, Иешко, 1998; Генкал, Ярушина, 2004; Seasonality of phytoplankton..., 2005).

Таким образом, для фитопланктона тундровых озер характерны пространственная неоднородность обилия и разнообразия диатомовых водорослей, существенное участие случайных видов и сходство ведущих представителей. Выявленные различия видового богатства и структуры доминирующих комплексов зависят от условий местообитания в озерах. Разная степень развития фитопланктона в тундровых озерах обусловлена комплексом внутренних лимнологических факторов и внешних воздействий.

4.2. Фитоперифитон

Перифитон (обрастания) рассматривается в широко принятом понимании (Руководство..., 1983) в соответствии с формулировкой С.П. Дуплакова (1933). Это сообщества организмов, обитающих на различных живых и неживых подводных субстратах за пределами специфического придонного слоя воды. Для обрастаний водорослей применяют также понятие фитоперифитон. Видовое богатство, состав диатомовых водорослей и структура их комплексов в прикрепленных группировках исследованных водоемов весьма разнообразны.

Ледниковые озера. Фитоперифитон в водоемах этого типа рассматривается более подробно на примере озер бас. р. Коротаиха. Состав диатомовых водорослей в оз. Амбарты характеризуется высоким разнообразием, чему способствует наличие заливов и неоднородных субстратов для поселения водорослей: каме-

нистых грунтов и хорошо развитых зарослей различных макрофитов. Всего в перифитоне озера найдено 304 вида с внутривидовыми таксонами. Как и в планктоне, основная доля приходится в этой группировке на обитателей дна (рис. 4.2.1). Виды фитоперифитона занимают второе место (104 таксона, или 34%), небольшая часть представлена обитателями двух и более местообитаний, и лишь восемь диатомовых являются планктонными. По обилию, однако, типичные обитатели обрастаний выходят на первое место, о чем свидетельствует их количество в доминирующем комплексе. Доля диатомовых, одинаково характерных для обрастаний и бентоса, возрастает, а доля типично донных видов снижается.

Среди представителей, свойственных обрастаниям, преобладают виды родов *Cymbella* (35 таксонов), *Achnanthes* (25) и *Gomphonema* (21), хотя основное разнообразие в комплексах фитоперифитона приходится на *Navicula* (54) и *Nitzschia* (41), характерных в большей степени для бентосных сообществ. Довольно разнообразен род *Fragilaria* (29 таксонов), многие виды которого одинаково хорошо развиваются как в перифитоне, так и в донных сообществах. В доминирующих комплексах наиболее представлены роды *Navicula* (9), *Achnanthes*, *Nitzschia* (по 8), *Cymbella* (7) и *Fragilaria* (5 таксонов), но ни один из них не достигает массового развития. Основное значение в формировании обрастаний с оценкой обилия «часто» имеют эпифит *Cymbella minuta*, эпифитно-планктонный вид *Tabellaria flocculosa*, литорально-эпифитный *Fragilaria virescens*, а также донно-эпифитные диатомеи *Navicula radiosa* и *N. veneta*.

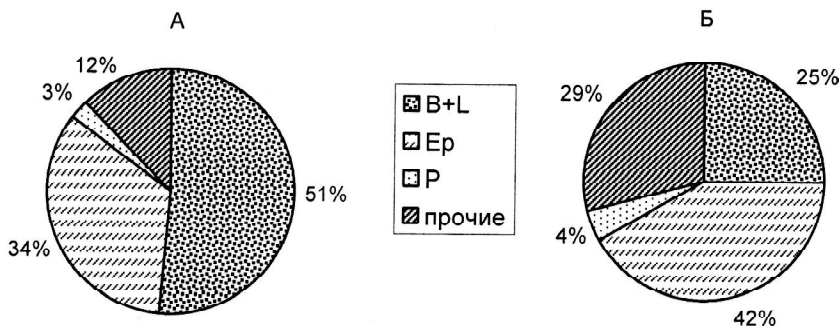


Рис. 4.2.1. Соотношение диатомовых по предпочтению местообитаний в составе (А) и доминирующем комплексе (Б) перифитона оз. Амбарты.

Распределение диатомовых водорослей в сообществах двух основных экологических группировок перифитона (эпифитона и эпилитона) следующее. В обрастаниях растений диатомеи представлены 200 видами с учетом разновидностей и форм. Наиболее богатыми являются роды *Nitzschia* (32), *Navicula* (30), *Cymbella*, *Fragilaria* (по 25), *Achnanthes* (16) и *Gomphonema* (14), остальные содержат менее 10 таксонов. Среди бедных по разнообразию родов находится и *Eunotia*, для развития видов которого слабощелочная среда озера является неблагоприятной. Большинство компонентов эпифитона не достигают высокого обилия (табл. 4.2.1); 163 таксона (81.5%) встречаются с оценкой обилия «единично». Это объясняется тем, что существенную долю составляют донные виды, являющиеся случайным компонентом в сообществах обрастаний макрофитов.

Очень разнообразен доминирующий комплекс, включающий 37 таксонов. В его состав входят представители всех названных родов с оценками обилия 3-4 балла: *Nitzschia*, *Navicula* (по 7 таксонов), *Fragilaria* (5), *Cymbella* (4), *Achnanthes* (3) и *Gomphonema* (2). Кроме того, в формировании сообщества участвуют и виды маловидовых родов: *Epithemia*, *Rhopalodia*, *Tabellaria*, *Diatoma* и *Opephora*. Преобладают по обилию в обрастаниях растительных субстратов *Tabellaria flocculosa* и *Fragilaria virescens*. Им сопутствуют представители 12 родов, из них к типичным эпифитам относятся виды родов *Achnanthes*, *Eucocconeis*, *Cymbella*, *Gomphonema*, *Epithemia* и *Rhopalodia*.

Диатомовые водоросли в эпилитоне оз. Амбарты характеризуются также довольно высоким обилием и видовым богатством. Они представлены 231 видом с внутривидовыми таксонами. Раз-

Таблица 4.2.1

Соотношение групп диатомовых водорослей по отношению к местообитанию в эпифитоне оз. Амбарты

Обилие, балл	Группа диатомей по приуроченности к местообитанию				Всего
	B + L	Ep	P	LEp + BP + EpP	
6-4	0 / 0	0 / 0	0 / 0	2 / 1.0	2 / 1.0
3	10 / 5.0	13 / 6.5	2 / 1.0	10 / 5.0	35 / 17.5
2-1	79 / 39.5	60 / 30.0	6 / 3.0	18 / 9.0	163 / 81.5
Итого	89 / 44.5	73 / 36.5	8 / 4.0	30 / 15.0	200 / 100

Примечание. Здесь и в табл. 4.2.2. в числителе – число таксонов, в знаменателе – доля, %; остальные обозначения групп здесь и далее как на рис. 4.1.1.

нообразиям отличаются те же роды, что и в эпифитоне, но на первое место выходит *Navicula* (49), остальные располагаются в таксономическом спектре почти в той же последовательности: *Nitzschia* (29), *Cymbella* (26), *Achnanthes* (23), *Fragilaria* (17), *Gomphonema* (12) и *Pinnularia* (10 таксонов). Наибольшую долю в этой группировке также составляют диатомовые с низким обилием, преимущественно обитатели дна (табл. 4.2.2), что связано с перемещением их в связи с подвижностью грунтов в прибрежной зоне под влиянием волнового воздействия. Среди видов с обилием 3-6 баллов основная часть – эпифиты и виды, характерные для нескольких местообитаний.

Примечательно, что в доминирующих комплексах эпилитона в основном преобладают мелкие виды из родов *Achnanthes* (8), *Navicula* (7) и *Cymbella* (5 таксонов), имеющие швы и прикрепляющиеся к субстрату. Это позволяет им удерживаться на поверхности камней в условиях почти постоянного воздействия волн. К числу таких видов относятся *Achnanthes borealis*, *A. laterostrata*, *A. peragalli*, *A. pinnata*, *A. rossii*, *Navicula jaernefeltii*, *N. lucidula*, *N. seminulum*, *N. veneta*, *Cymbella microcephala* и *Nitzschia microcephala*.

Эпилитон в каменистом мелководном побережье вне зарослей макрофитов отличается бедностью состава (рис. 4.2.2) и низким обилием, что объясняется неблагоприятными условиями обитания в данном биотопе. С обилием «нередко» найдены лишь два вида: *Tabellaria flocculosa*, цепочки колоний которых распространяются повсеместно по озеру, и *Navicula radiosa*; остальные виды редки и единичны.

Обрастания камней среди макрофитов богаче диатомовыми по сравнению с беззарослевой литоралью. Снижение волнового воздействия и свободное проникновение света в редких зарослях

Таблица 4.2.2

Соотношение групп диатомовых водорослей
по отношению к местообитанию в эпилитоне оз. Амбары

Обилие, балл	Группа диатомей по приуроченности к местообитанию				Всего
	B + L	Ep	P	LEp + BP + EpP	
6-4	0	1 / 0.4	0	2 / 1.0	3 / 1.4
3	7 / 3.0	12 / 5.2	1 / 0.4	7 / 3.0	27 / 11.6
2-1	114 / 49.4	62 / 26.8	5 / 2.2	20 / 8.6	201 / 87.0
Итого	121 / 52.4	75 / 32.4	6 / 2.6	29 / 12.6	231 / 100

арктофилы обеспечивают высокое видовое богатство и обилие диатомовых. Состав эпилимниона здесь разнообразен и включает 171 таксон. Хотя массового развития диатомовые здесь не достигают, но с оценкой обилия 4 балла преобладают *Cymbella minuta*, *Navicula radiosa* и *N. veneta*. Им сопутствует обширный комплекс из 22 таксонов.

Эпилимнион в густых зарослях арктофилы представлен 117 видами с разнообразиями, а среди хвоща – 58 таксонами. Виды с обилием «нередко», найденные в эпилимнионе среди арктофилы, относятся к родам *Achnanthes*, *Cymbella*, *Navicula*, *Rhopalodia*, *Tabellaria*; в зарослях хвоща они отсутствуют или единичны. Часто встречается только *Navicula radiosa*. Основная часть эпилимниона во всех биотопах – малочисленные виды с оценками обилия 1-2 балла, среди которых преимущественно обитатели донных группировок. В редких зарослях, где на поверхности камней имеется наилот, они составляют 56.8% этой категории видов, в густых зарослях арктофилы – 53.9, хвоща – 57.9%. В открытой каменистой литорали их доля меньше – 25%.

Сравнение состава диатомовых водорослей в обрастаниях различных субстратов в оз. Амбары показало, что видовое богатство, обилие и, в определенной степени, доминирующие комплексы неодинаковы (табл. 4.2.3). Степень сходства видового состава диатомей на хвоще и арктофиле ниже средней (табл. 4.2.3). В большей степени сходен состав диатомовых на арктофиле и камнях в ее зарослях, что обусловлено взаимным обогащением сообществ видами, и в меньшей степени сходны обрастания рдеста со

всеми остальными субстратами.

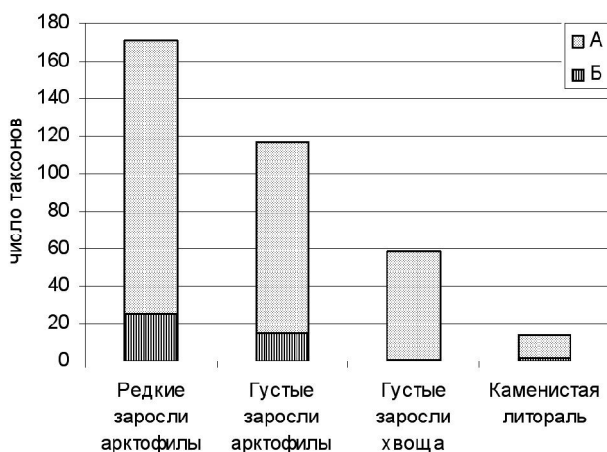


Рис. 4.2.2. Распределение диатомовых водорослей эпилимниона в разных биотопах оз. Амбары: А – виды с обилием 1-2 балла, Б – виды с обилием 3-6 баллов.

Таблица 4.2.3

Коэффициенты сходства диатомовых в фитоперифитоне оз. Амбарты по составу (над диагональю) и доминирующим комплексам (под диагональю)

Субстрат	Арктофила	Хвощ	Рдест	Камни
Арктофила	—	0.44	0.07	0.60
Хвощ	0.46	—	0.06	0.39
Рдест	0.0	0.0	—	0.06
Камни	0.58	0.33	0.0	—

Диатомовые водоросли обильнее и разнообразнее в обрастаниях арктофилы (181 таксон), чем хвоща (91 таксон) и особенно рдеста (9); в некоторых пробах смыва с него водоросли отсутствовали. Преобладают на растениях арктофилы *Tabellaria flocculosa* и *Fragilaria virescens* (оценка обилия 4 балла). Комплекс сопутствующих видов включает типичные компоненты прикреплённых сообществ из родов *Achnanthes*, *Cymbella*, *Epithemia*, *Gomphonema*, *Rhopalodia*, в том числе ограниченно распространённые диатомеи – *Achnanthes hauckiana* var. *elliptica* и *A. rossi*. Их дополняют *Tabellaria fenestrata*, *Diatoma elongatum*, хорошо развивающиеся как в обрастаниях, так и в планктоне, а также литоральные – *Opephora martyi*, представители рода *Fragilaria* и донные виды родов *Navicula* и *Nitzschia*.

На хвоще диатомовые водоросли малочисленны, и доминанты не отмечены. В альгоценозах встречаются *Tabellaria flocculosa*, *T. fenestrata*, *Cymbella cistula*, *C. minuta*, а также литоральные и донные *Fragilaria construens*, *F. virescens*, *Navicula cryptocephala*, *N. radiosa*, *N. veneta*, *Nitzschia acicularis*, *N. palea*, *N. vermicularis* с максимальной оценкой 3 балла. Остальные виды редки и единичны по обилию.

В целом сходство эпифитона и эпилитона выше среднего ($K = 0.62$) по составу и комплексам видов с обилием 3-6 баллов (0.57), но состав доминантов отличается. Преимущественно в сообществах на камнях отмечены *Achnanthes borealis*, *A. laterostrata*, *A. minutissima*, *A. peragalli*, *A. pinnata*, *A. rossi*, *Cymbella latens*, *C. microcephala*, *C. reinhardtii*, а также *Navicula peregrina* и *Nitzschia angustata*. В эпифитоне чаще встречались в период наблюдений *Cymbella elginensis*, *Gomphonema truncatum*, виды *Epithemia*, *Tabellaria fenestrata* и некоторые другие.

Состав фитоперифитона в оз. № 4, расположенном рядом с Амбарты, менее разнообразен. Это объясняется отсутствием мел-

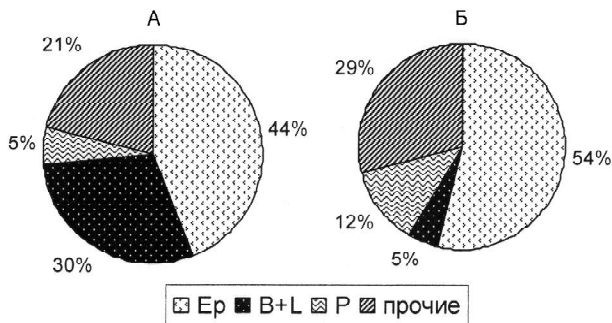
ководной зоны и слабым развитием водной растительности. Диатомовые в обрастаниях представлены 124 таксонами, в которых количество эпифитов и донных видов почти одинаково (48 и 46 таксонов). Наибольшее разнообразие приходится на роды *Navicula* (22), *Fragilaria* (19), *Cymbella* (14), *Achnanthes* (11) и *Nitzschia* (10). Такое соотношение объясняется преимущественным развитием эпилитона при отсутствии зарослей макрофитов. Поэтому на камнях отмечено больше диатомей (93), чем на сабельнике и единичных хвощах (75 таксонов).

Наиболее обильны диатомовые с доминантом *Tabellaria flocculosa* на стеблях и корневищах сабельника у кромки воды. Субдоминанты в этом биотопе – *Cymbella minuta*, *Epithemia adnata*, *T. fenestrata* и литорально-эпифитные *Fragilaria construens*, *F. pinata*, *F. virescens* var. *elliptica* и *F. ulna*. Обширный комплекс сопутствующих диатомовых включает в основном широко распространенных представителей родов *Achnanthes*, *Cocconeis*, *Cymbella*, *Epithemia*, *Rhopalodia*, а также *Fragilaria*. На хвоще налет водорослей беден. Большинство их единичны, и обилия «нередко» достигают лишь виды рода *Tabellaria*.

В эпилитоне этого озера ни один вид не отличается высоким обилием и не занимает доминирующего положения. Обрастания камней несколько отличаются от обрастаний макрофитов, коэффициент сходства состава диатомовых на этих субстратах равен 0.52, а доминирующих комплексов – 0.42. Только на камнях встречены с обилием «нередко» *Opephora martyi*, *Fragilaria construens* f. *binodis*, *Achnanthes borealis*, *A. oestrupii*, *Cymbella microcephala*, *C. reichardtii*, *Navicula capitatoradiata*, *N. explanata*, *N. veneta*. Преимущественно в эпилитоне найдены также *Achnanthes laterostrata*, *A. rossii* и некоторые другие виды, единичные на макрофитах. В то же время эпифитон отличается обилием *Tabellaria flocculosa*.

Озера с хорошо развитой береговой линией, каменистой литоралью и зарослями макрофитов на илистом дне характеризуются обилием и разнообразием диатомовых водорослей перифитона. Примером является оз. Лопастьевидное, где в обрастаниях найдено 132 вида с разновидностями и формами. Большей частью они являются типичными эпифитами (58 таксонов, 43.9%), меньшим количеством представлены донные формы, а также виды, обитающие в планктоне или относящиеся к нескольким группировкам (рис. 4.2.3). Подобное соотношение объясняется небольшим влиянием волнового воздействия в озере, разделен-

Рис. 4.2.3. Соотношение диатомовых водорослей по предпочтению местообитаний в составе перифитона (А) и среди видов с обилием 3-6 баллов (Б) в оз. Лопастьевидное.



ном на заливы, и меньшим попаданием случайных видов в группировку обрастаний. В доминирующих комплексах доля эпифитов еще выше, а донных – значительно меньше. По разнообразию среди характерных для этого сообщества родов выделяются *Achnanthes* (18), *Cymbella* (13) и *Gomphonema* (11 таксонов). В числе прочих – *Navicula* (22), *Fragilaria* (16) и *Nitzschia* (13). Представители перечисленных родов входят и в число ведущих наряду с видами родов *Tabellaria* и *Eucocconeis*.

Сравнение обрастаний разных субстратов показало, что на четырех макрофитах (осоке, арктофиле, хвоще и мхе) доминирует *Tabellaria flocculosa*. На осоке содоминант – *Achnanthes minutissima*, на мхе – *A. linearis*. Положение субдоминантов занимают *A. rossi*, *Cymbella minuta*, *Eucocconeis minuta*, а также литоральный вид *Fragilaria pinnata* и литорально-эпифитный *F. virescens* var. *elliptica*. Нередко встречаются *Achnanthes exigua*, *A. laterostrata*, *A. peragalli*, *Cymbella latens*, *C. mesiana*, *C. sinuata*, виды родов *Gomphonema*, *Epithemia* и др. Необходимо отметить, что в доминирующих комплексах отсутствуют виды рода *Eunotia*. Обильнее и разнообразнее обрастания осоки (113), арктофилы (70) и водяного мха (40), чем хвоща (29 таксонов). Степень сходства растительных субстратов по составу диатомовых колеблется от 0.35 (осока–хвощ) до 0.59 (арктофила–хвощ). Сравнение макрофитов в близких биотопах заливов (осока в зарослях–хвощ в зарослях) показывает среднюю степень сходства – 0.54. Близкие значения коэффициента получены при сравнении мха с другими растениями: от 0.43 (мох–осока) до 0.56 (мох–арктофила).

Обрастания камней намного беднее по обилию и разнообразию (22 таксона) диатомовых. Преобладает *Navicula cryptocephala* (оценка обилия – 4 балла), сопутствующими являются виды родов *Tabellaria*, *Cymbella*, *Fragilaria*, *Navicula*. Низкое разнообра-

зие эпилитона определяет отличие его от эпифитона по составу в целом ($K = 0.29$), но значительное сходство по комплексу ведущих видов ($K = 0.62$). Диатомей, характерных исключительно для каменистых субстратов, нет. Преимущественно на растительных субстратах развиты *Tabellaria flocculosa*, *Achnanthes linearis*, и только для макрофитов отмечен *A. minutissima*.

В относительно небольшом, морфометрически простом оз. Каляты в этой же группе ледниковых озер макрофитов также немного. В обрастаниях четырех видов растений и камней найдено меньше диатомовых, чем в рассмотренных озерах – 91 вид с внутривидовыми таксонами. По разнообразию эпифитные и бентосные водоросли представлены почти поровну (38 и 33 таксона), в то время как в доминирующих комплексах преобладают бентосно-эпифитные виды. Среди диатомовых, свойственных обрастаниям, высокого систематического разнообразия не достигает ни один род. Первые места в таксономическом спектре занимают *Achnanthes* (10), *Cymbella* и *Gomphonema* (по 9 таксонов). Полностью отсутствует род *Eunotia*, что согласуется со щелочным характером активной реакции водной среды в озере. Более высокое разнообразие присуще родам *Navicula* (22), *Fragilaria* (11) и *Nitzschia* (10 таксонов), высокое обилие – представителям родов *Achnanthes*, *Cymbella*, *Didymosphenia*, *Tabellaria*, *Fragilaria* и отдельных видов *Navicula*.

По разнообразию диатомовых водорослей группировки эпифитона в оз. Каляты располагаются следующим образом: обрастания арктофилы – 52, хвоща – 45, рдеста – 27, батрахиума – 10 видов с разновидностями и формами. Высоким обилием водорослей в этом озере отличаются хвощ, арктофила и рдест. На рдесте в массе развиваются *Achnanthes minutissima* и *Cymbella minuta*. Положения субдоминантов достигают литоральные виды *Fragilaria construens* и *F. pinnata*, а сопутствующих – *Gomphonema clavatum*, *Epithemia adnata*, *Tabellaria flocculosa* и *T. fenestrata*. Первый вид занимает лидирующее положение и на стеблях арктофилы, но с меньшим обилием, образуя основу обрастаний вместе с сопутствующими *Cymbella cistula*, *C. minuta*, *Tabellaria flocculosa*, *Fragilaria construens*, *Navicula cryptocephala* и *N. radiosa*. В обрастаниях батрахиума нередко также *Fragilaria ulna* и ограниченно распространенный *F. cyclopus*. В смывах с талломов харовых водорослей, растущих на глубине 3.4 м, диатомовые малочисленны. Видов с высоким обилием нет, и состав

диатомей сходен с таковым на других макрофитах. Состав обрастаний на хвое, растущем единично среди камней в прибойной литорали озера, несколько отличается от такового на других растениях. Здесь также доминируют с максимальным обилием *Achnanthes minutissima* и *Cymbella minuta*. Однако преимущественно в этом биотопе распространены с обилием «часто» или «нередко» *Fragilaria vaucheriae* var. *vaucheriae* et var. *capitellata*, *Cymbella sinuata*, *Gomphonema clavatum*, *G. olivaceoides*, *Didymosphenia geminata*, *Navicula pseudoscutiformis*.

Ведущими видами в обрастаниях камней по урезу воды в озере являются *Fragilaria vaucheriae* var. *capitellata* (5 баллов), образующая плотные лентовидные колонии, и *Didymosphenia geminata* (4 балла). Обильное развитие этих видов объясняется их экологическими особенностями, в частности, приуроченностью к реофильным условиям среды обитания. Наряду с ними основу бурой пленки на каменистом субстрате образуют широко распространенные сопутствующие компоненты эпилимнона: *Cymbella minuta*, *Fragilaria pinnata*, *Navicula cryptocephala*. Из данных табл. 4.2.4 видно, что значения коэффициента сходства состава диатомовых разных субстратов изменяются в пределах 0.25-0.53.

Обрастания арктофилы, хвоща и рдеста сходны наполовину по видовому составу и основным представителям. Наибольшее отличие диатомовых на батрахиуме по сравнению с другими субстратами объясняется, по-видимому, его произрастанием в более глубокой части озера и отсутствием многочисленных случайных видов, которые характерны для прибрежной зоны. При этом набор ведущих диатомей в обрастаниях батрахиума и других растений сходен наполовину.

Таблица 4.2.4

**Коэффициенты сходства состава диатомовых (над диагональю)
и доминирующих комплексов (под диагональю)
в фитоперифитоне оз. Каляты**

Субстрат, глубина, м	Хвощ, 0.2, урез воды	Арктофила, 0.3	Рдест, 0.3	Батрахиум, 3.4	Камни, 0.2, урез воды
Хвощ, 0.2, урез воды	—	0.46	0.46	0.25	0.43
Арктофила, 0.3	0.45	—	0.53	0.26	0.29
Рдест, 0.3	0.56	0.47	—	0.32	0.30
Батрахиум, 3.4	0.50	0.50	0.40	—	0.24
Камни, 0.2, урез воды	0.40	0.33	0.27	0.20	—

Если сравнивать эпилитон и эпифитон оз. Каляты в целом, обнаруживается, что степень их сходства ниже среднего значения как по составу ($K = 0.38$), так и по доминирующим комплексам (0.40).

Основной причиной этого являются гидрологические особенности участка каменистого побережья, почти постоянно подвергающегося воздействию прибоя. Об этом свидетельствует состав реофильных видов на камнях и хвое на урезе воды. Видов с высоким обилием, характерных исключительно для каменистого субстрата, нет. Только на макрофитах в этом озере найдены *Achnanthes minutissima*, *Cymbella cistula*, *Fragilaria cyclosum*, *Tabellaria fenestrata*, преимущественно на макрофитах – *Cymbella minuta* и *T. flocculosa*.

Озеро Бол. Харбей характеризуется разнообразием диатомовых водорослей в перифитоне; здесь выявлен 221 вид с разнообразными и формами. Бентосные организмы в этой группировке представлены более широко (94, или 42.5%), чем эпифитные (74 таксона, или 33.5%). Доминирующие комплексы включают, однако, преимущественно типичных эпифитов (30, или 42.9%) и обитателей двух сообществ (21, или 30.0%), и меньше донных водорослей (12 таксонов, или 17.1%). Последовательность расположения родов в структуре перифитона этого озера несколько иная, чем в оз. Амбары, за исключением ведущей роли *Navicula* (42 таксона). По богатству типично эпифитных видов преобладают *Achnanthes* (22), *Gomphonema* (18), *Cymbella* (16) и *Eunotia* (15 таксонов). Роды *Fragilaria* и *Nitzschia*, содержащие донные и донно-эпифитные виды, также довольно разнообразны (20 и 19 соответственно). Среди основных видов с обилием 3-6 баллов последовательность в родовом спектре сходна с таковой в Амбары: *Navicula* (11), *Achnanthes*, *Fragilaria* (по 8), *Cymbella*, *Nitzschia* (по 7), *Gomphonema* (6) и *Eunotia* (5 таксонов). Наибольшее развитие в перифитоне с максимальным обилием характерно для *Achnanthes linearis* и *Tabellaria flocculosa*. С оценкой обилия «часто» встречаются эпифиты *Cymbella minuta* и *Gomphonema brebissonii*, а также виды других экологических групп – *Fragilaria construens* f. *venter*, *F. pinnata*, *Navicula radiosa* и *Nitzschia fonticola*.

В обрастаниях арктофилы оз. Бол. Харбей диатомовые водоросли разнообразны (126 таксонов) и хорошо развиты; преобладает эпифитный вид *Achnanthes linearis*. Нередко встречаются *Achnanthes kryophila*, *A. minutissima*, *Cymbella gracilis*, *C. minuta*,

Tabellaria flocculosa, *T. fenestrata*, а также *Fragilaria pinnata*, *Nitzschia fonticola* и *N. palea*. Массовое развитие диатомовых водорослей наблюдалось и на хвое при меньшем разнообразии (26 таксонов). Основу обрастаний на этом макрофите формирует вид *Tabellaria flocculosa*, которому сопутствуют *Achnanthes linearis*, *Eunotia bilunaris* var. *mucophila*, *T. fenestrata*, *Fragilaria pinnata*, *F. rumpens*, *Nitzschia acicularis* и *N. palea*.

Относительным разнообразием (89 таксонов) и значительным обилием диатомовых характеризуется эпифитон на мхе. Массовые виды отсутствуют. Преобладают в этом сообществе *Tabellaria flocculosa*, *Fragilaria pinnata* и *F. construens* f. *venter* с обилием 4-5 баллов. Обширная группа сопутствующих компонентов группировки включает 24 вида с разновидностями. Из числа эпифитных форм нередко встречаются *Achnanthes linearis*, *A. suchlandtii*, *Cymbella gracilis*, *C. minuta*, *Eucocconeis minuta*, *Eunotia bilunaris*, *E. minor*, *E. sudetica*, *Gomphonema angustum*, *G. truncatum*. Обращает на себя внимание частое присутствие в обрастаниях мха осевших планктонных и донных видов при большом разнообразии последних. Это объясняется тем, что морфологические особенности вегетативных органов мхов способствуют накоплению и удержанию особенно мелких клеток диатомовых.

Обрастания на листьях осоки бедны диатомовыми. С небольшим обилием преобладает распространенный в перифитоне вид – *Tabellaria flocculosa*. На талломах *Chara* sp. нередко встречаются *Achnanthes minutissima*, *Cocconeis placentula*, *Gomphonema clavatum*, *Fragilaria construens* f. *venter*, *Navicula laevis* и некоторые другие.

На камнях, не обросших мхами, найдено 103 вида с разновидностями. Доминанты отсутствуют, 26 видов диатомовых развиты достаточно равномерно, достигая обилия «нередко». Разные экологические группы представлены среди них почти одинаково, но с небольшим преобладанием эпифитов. К последним относятся представители рода *Achnanthes* – *A. borealis*, *A. calcar*, *A. kryophila*, *A. laterostrata*, *A. oestrupii*, *A. peragalli* и рода *Cymbella* – *C. minuta*, *C. leptoceros*, *C. microcephala*. Нередко встречаются *Ophephora martyi* и *Rhoicosphenia abbreviata*. Кроме них найдены широко распространенные виды родов *Fragilaria*, *Navicula* и *Nitzschia*.

Своеобразную группировку образуют водоросли, обитающие на валунах, обросших мхами, на глубине 2.0-2.5 м. Диатомовые представлены в этом биотопе 121 видом с внутривидовыми так-

сонами. Преобладают *Achnanthes linearis* с максимальным обилием 6 баллов (доминант), а также *Cymbella minuta*, *Gomphonema brebissonii*, *Tabellaria flocculosa*, *Navicula radiosa* и *Nitzschia fonticola* (субдоминанты). Комплекс сопутствующих состоит из *Cocconeis placentula*, *Rhoicosphenia abbreviata*, *Rhopalodia gibba*, видов из родов *Achnanthes*, *Cymbella*, *Epithemia* и бентосных представителей различных родов. Сравнение состава разных типов обрастаний показало, что полного сходства между ними нет. Значения коэффициента Сьеренсена-Чекановского близки к среднему или несколько выше и колеблются в пределах от 0.54 (эпифитон – эпицитон) до 0.60 (эпицитон без мхов–эпицитон со мхами). Однако различие субстратов определяет низкое сходство видов с обилием 3-6 баллов. Величины коэффициентов составляют для пар эпифитон–эпицитон 0.32, эпифитон–эпицитон со мхами – 0.29 и эпицитон без мхов–эпицитон со мхами – 0.39. Для всех этих группировок общими являются 51 таксон, из них с разной степенью обилия в доминирующие комплексы входят *Cymbella minuta*, *Tabellaria flocculosa*, *T. fenestrata*, *Fragilaria pinnata* и *Navicula cryptocephala*. Общих доминантов нет.

В ледниковом оз. Проточное в предгорьях Полярного Урала набор и порядок основных родов выявленных диатомовых при меньшем видовом богатстве (70 видов с внутривидовыми таксонами) такой же, как в группировках обрастаний предыдущих водоемов. В доминирующем комплексе (21 таксон) преобладают *Fragilaria construens* f. *venter*, *F. pinnata* и *Tabellaria flocculosa*. К числу сопутствующих относятся преимущественно виды рода *Achnanthes*, *Fragilaria* и *Navicula*. Среди них *A. lanceolata*, *A. levanderi*, *A. linearis*, *A. oestrupii*, *A. rossii*, *A. subatomoides*, *F. construens*, *F. vaucheriae*, *F. virescens* var. *virescens* et var. *oblongella*, *N. minuscula*, *N. pseudoscutiformis*, *N. rhynchocephala*. Кроме того, нередко встречаются единичные виды родов *Cymbella*, *Eucocconeis*, *Operphora*, *Nitzschia* и *Aulacoseira*. Сходство обрастаний осоки и камней несколько выше среднего как по составу в целом (0.61), так и по основным представителям диатомовых с обилием 3-6 баллов (0.55).

Термокарстовые водоемы вследствие различий строения, типов донных отложений, степени развития водной растительности и влияния водосбора разнообразны, в результате чего могут значительно различаться и по составу фитоэпифитона. Такие водоемы изучены во всех районах исследования.

Мелководные водоемы на торфяниках. Наименьшим числом – от 19 до 33 таксонов – диатомовые водоросли представлены в озерках и озерах, заросших сфагновыми мхами или осоками, со сфагнумом в прибрежье на заболоченных или возвышенных участках тундры (№ 72, 83 в окрестностях г. Воркута; № 2 – бас. Усы, Безрыбное – Харбейская система). Активная реакция водной среды кислая или слабокислая с pH 5.0-6.0. В основе состава диатомовых на мхах – эпифитные (30-47%) или эпифитно-литоральные виды. Представители рода *Eunotia* среди них наиболее разнообразны (8-11 таксонов) и обильны. Доминирующие комплексы содержат 5-7 таксонов; преобладают в разных водоемах *Eunotia bilunaris* var. *bilunaris* et var. *mucophila* и *E. veneris*.

Малые озера на заболоченных плакорных участках тундры (№ 1, 3-5 в бас. Кары, № 4 – бас. Усы). Вода в озерах слабокислая или близкая к нейтральной (pH 5.8-6.8). Эпифитон с массой мхов небогат диатомовыми и представлен 40-53 видами с разнообразиями и формами. Он также характеризуется разнообразием рода *Eunotia* (14-17 таксонов). Массового развития видов рода *Eunotia* не наблюдается, но половина их достигает обилия «нередко» и «часто». На мхах доминируют *Anomoeoneis brachysira*, *Fragilaria constricta*, *Frustulia crassinervia*, *Navicula subtilissima*; субдоминантами являются в разных озерах *Achnanthes nodosa*, *Eunotia bilunaris* var. *mucophila*, *E. tenella*, *Navicula soehrensis*. *Tabellaria flocculosa* входит в комплекс сопутствующих видов, к которым относятся также единичные виды родов *Achnanthes*, *Cymbella* и *Fragilaria*, но в основном – *Eunotia* (*E. microcephala*, *E. trinacria*, *E. veneris* и др.).

Незаболоченные водоемы на плакоре. Реакция водной среды слабокислая или близкая к нейтральной (pH 6.2-6.7), макрофиты практически отсутствуют (оз. № 16, 1в – бас. Коротаихи; № 8, 48 и другие – бас. Воркуты, оз. № 3 – бас. Усы). Для них характерно небольшое разнообразие диатомовых, которые представлены 30-54 таксонами рангом ниже рода. Эпифиты составляют среди них от 38 до 60%. Они обитают преимущественно на погруженных в воду корневищах растений сабельника, окаймляющих водоемы, а также на прибрежных осоках. Род *Eunotia* в эпифитоне этих водоемов занимает по разнообразию первое-второе места и включает от 6 до 12 таксонов, которые массового развития, однако, не достигают. Преобладают *Achnanthes minutissima*, *Navicula bryophila* и *Tabellaria flocculosa*, а в некоторых

озерах – также *Gomphonema parvulum* и *Fragilaria vaucheriae*. Положения субдоминантов достигают *Achnanthes suchlandtii* и *Eunotia minor*. Им сопутствуют *Achnanthes kryophila*, *Eunotia arcus*, *E. sudetica*, *Cymbella gracilis*, *Fragilaria cyclopus* наряду с широко распространенными видами из родов *Achnanthes*, *Cymbella*, *Fragilaria*, *Frustulia*, *Neidium* и других. В отдельных водоемах сопутствующими являются виды из родов *Achnanthes*, *Cymbella*, *Diatoma*, *Fragilaria* и *Nitzschia*, а в единичных случаях – *Eunotia*. При средней степени сходства видового состава ($K = 0.54$) обрастаний, например, в озерках № 1а и № 1б (бас. Кортахи), обнаруживается высокое сходство комплекса основных видов ($K = 0.77$).

Водоемы возвышенных участков рельефа по составу фитоперифитона очень разнообразны. Есть озера с незаболоченными берегами, где из макрофитов встречаются осоки, сабельник, а вдоль береговой линии – зеленые мхи. Пример такого водоема – оз. № 5 (бас. Воркуты) с нейтральной реакцией среды (рН 6.9). Разнообразие диатомовых здесь достаточно большое (86 таксонов). Среди них 38 эпифитов (44%), остальные группы занимают подчиненное положение. По числу таксонов выделяются роды *Eunotia* (14), *Cymbella* (12) и *Gomphonema* (11). Эпифитный комплекс характеризуется преобладанием *Achnanthes linearis* и *Tabellaria flocculosa*. К субдоминантам относятся *A. minutissima*, *Cymbella minuta*, а также *Fragilaria construens* f. *venter* и *Navicula radiosa*. Среди сопутствующих видов – широко распространенные эпифиты из родов *Eunotia*, *Cymbella* и *Gomphonema*. Нередко встречается *Cymbella cesatii*. Обрастания осоки и мха в одинаковых биотопах более сходны по видовому составу ($K = 0.75$), чем по основным видам (0.64).

В территориально близком оз. № 5б со слабо заболоченными берегами (рН 6.7), прибрежными осоками и немногочисленными зелеными мхами в прибрежной зоне выявлено 78 таксонов. Донные водоросли несколько преобладают по числу таксонов (31, или 39.7%) над эпифитными (25, или 32%). Однако среди видов с оценками обилия 3-6 баллов соотношение обратное. По разнообразию род *Eunotia* (15 таксонов) стоит на первом месте, однако на осоке и мхах преобладает *Tabellaria flocculosa* (6 баллов). Положение субдоминанта занимает *Eunotia bilunaris* var. *mucophila* (5 баллов). Им сопутствуют *Achnanthes linearis*, *A. minutissima*, *A. subatomoides*, *Cymbella gracilis*, *Eunotia sudetica*, *Gomphonema gracile*, *Frustulia crassinervia* и др. Осока отличается

при этом нередкой встречаемостью донных представителей родов *Fragilaria*, *Navicula*, *Stauroneis*, *Pinnularia* и крупноклеточных видов *Eunotia* – обитателей бентических сообществ. За счет этого обрастания осоки богаче диатомовыми по сравнению со мхами (63 и 37 таксонов соответственно). Состав диатомовых комплексов этих субстратов сходен наполовину (0.50).

Водоемы с моховыми разрастаниями в таком же ландшафте отличаются более разнообразным составом диатомовых. Пример такого водоема – оз. № 9 со слабокислой реакцией водной среды (рН 5.6-6.5), расположенное неподалеку от предыдущего. Прибрежная зона его начала заболачиваться, и почти вся водная толща пронизана массой сфагновых мхов. Диатомовые водоросли в обрастаниях макрофитов здесь обильны, разнообразны (89 видов с разновидностями) и почти поровну представлены эпифитами и донными формами (32 и 34 таксона). Основное разнообразие формируется за счет родов *Eunotia* (20) и *Navicula* (15). Наибольшее значение в обрастаниях осоки имеют *Eunotia bilunaris* var. *mucophila*, *E. minor* (оценки обилия 5 баллов), *Achnanthes linearis*, *A. minutissima* и *Tabellaria flocculosa* (по 4 балла). Доминирующее положение в обрастаниях мха занимают представители родов *Frustulia*, *Fragilaria* и *Nitzschia*, что объясняется контактом мохового субстрата с донными отложениями. Поэтому здесь основу сообществ составляют *Frustulia crassinervia* (доминант), *Fragilaria construens* f. *venter*, *F. pinnata*, *Navicula leptostriata*, *Nitzschia fonticola*, *N. microcephala*, а также выше-названные виды из родов *Eunotia*, *Tabellaria* и другие. Не только состав преобладающих, но и комплекс сопутствующих видов, включая *Eunotia exigua*, *E. faba*, *E. polyglyphis*, *E. sudetica*, *E. tennella* и редкий вид *Peronia fibula*, отражают условия низкой минерализации и слабокислой реакции среды в таких водоемах. Обрастания мха в этом озере значительно богаче диатомовыми (77), чем осоки (44 таксона) в силу указанных причин. Степень сходства состава видов в целом и доминирующих комплексов на этих субстратах средняя ($K = 0.53$ и 0.50 соответственно).

Озера с илистыми донными отложениями расположены в возвышенных частях тундрового рельефа с подстилающими суглинками. Водоемы имеют илистое дно, макрофиты развиты в разной степени – по периметру озер или заполняют водоем полностью, иногда отсутствуют. Берега не заболочены или заболочены в незначительной степени.

В бас. Коротайхи к таким водоемам можно отнести оз. Безрыбное без моховых разрастаний, с редкими зарослями арктофилы и хвощей в прибрежной зоне, с pH 7.1. Эпифитон диатомовыми беден, найдено всего 47 представителей, при этом оценки обилия большинства из них (80.8%) составляют всего 1-2 балла. Преобладают по числу таксонов эпифиты (25, или 53%). В таксономической структуре роды *Gomphonema* и *Fragilaria* (по 8 таксонов) более разнообразны, чем остальные, однако представители первого рода в эпифитоне единичны или редки. Своеобразен также состав доминирующих комплексов. Массового развития диатомовых водорослей не наблюдается, но с обилием 4-5 баллов на обоих макрофитах преобладает *Fragilaria cyclosum*. К сопутствующим относятся *Achnanthes linearis*, *A. minutissima*, *Cymbella cistula*, *C. minuta*, *Cocconeis placentula* var. *euglypta*, *Fragilaria minuscula*, *Tabellaria flocculosa* и другие виды. Немногочисленные представители родов *Eunotia* и *Navicula*, а также *Nitzschia* в эпифитоне этого озера слабо развиты. Сходство субстратов по видовому составу диатомовых (0.56) и доминирующим комплексам (0.62) выше среднего.

Характерным водоемом на суглинистых грунтах является оз. № 26 в окрестностях г. Воркута. Оно окаймлено узкой полосой прибрежных осок и сабельника, на дне – заросли зеленых мхов. Реакция водной среды близка к нейтральной или слабощелочная (pH 6.7-7.8). Слизистые обрастания на макрофитах образованы в основном диатомовыми. Здесь они довольно разнообразны; фитоперифитон содержит 123 вида с разновидностями и формами. Характерные для сообщества эпифитные виды представлены почти наравне с донными (42 и 46 таксонов, или 34 и 37% соответственно), в том числе и в доминирующем комплексе (по 17 таксонов, или по 33%). Разнообразием отличаются эпифитные представители родов *Achnanthes*, *Cymbella* (по 11), *Gomphonema* (10 таксонов), а также экологически разнородные роды *Navicula* (21), *Nitzschia* (16) и *Fragilaria* (15 таксонов). Род *Eunotia* содержит всего шесть таксонов, которые не входят в доминирующие комплексы. В обрастаниях осоки диатомовых больше всего (95); меньшим числом они представлены на мхе (74) и сабельнике (71 таксон). Обширный комплекс ведущих видов включает *Achnanthes linearis*, *A. minutissima*, *Tabellaria flocculosa*, *Fragilaria construens*, *F. pinnata* (доминанты), *Cymbella minuta*, *Cocconeis placentula*, *Fragilaria rumpens*, *F. ulna*, *Navicula radiosa*, *Nitzschia fonticola*, *N. microcephala*, *N. palea* (субдоминанты). Со-

путствующих видов много, среди них не только обитатели олиготрофных вод, но и среднеминерализованных мезотрофных водоемов – *Epithemia adnata*, *Rhopalodia gibba*, *Fragilaria capucina* var. *mesolepta*, *F. vaucheriae*, *Nitzschia acicularis* и *N. dissipata*. Сходство диатомовых на разных субстратах выше среднего как по видовому составу (0.63-0.64), так и доминирующим комплексам (0.64-0.74). Наиболее сходны обрастания сабельника и мхов из одних биотопов.

Составом ведущих видов отличается оз. Безымянное (Харбейская система), окаймленное сабельником с нитчатыми водорослями в прибрежной полосе, с pH 7.1. Среди 79 видов с разновидностями и формами выделяются представители родов *Navicula* (13 таксонов) за счет донно-эпифитных видов и *Achnanthes* (10). Эпифитов и донных форм в видовом составе почти поровну (23 и 22 таксона, или 29 и 28% соответственно), но в доминирующем комплексе первых вдвое больше (40 и 20%). На сабельнике в массе развиваются *Achnanthes linearis*, *Tabellaria flocculosa*, *Fragilaria pinnata*, *F. vaucheriae* и *Nitzschia palea*. Субдоминантами являются отдельные виды из родов *Achnanthes*, *Cymbella*, *Eucosconeis*, *Fragilaria*. Среди сопутствующих отмечены представители родов *Navicula*, *Achnanthes*, *Gomphonema* и некоторые другие.

Своеобразен состав эпифитона в термокарстовом водоеме на высоком берегу р. Воркута, где подстилающая порода – известняки; не исключается здесь и влияние пылевых выбросов цементного завода. В оз. № 24 с массовым развитием диатомовых найдено 39 видов с внутривидовыми таксонами. Ни один род не выделяется по разнообразию. Несколько больше таксонов, чем другие, содержат роды *Navicula* (7), *Cymbella* и *Gomphonema* (по 5). Доминирующий комплекс в этом озере более чем наполовину состоит из алкалифильных видов. В их числе *Fragilaria pinnata*, *Achnanthes minutissima*, *Nitzschia palea*, *Amphipleura pellucida*, *Cymbella cistula*, *Gomphonema truncatum*, *Epithemia adnata* var. *saxonica*. Первые три вида вместе с *Achnanthes linearis* преобладают в обрастаниях осоки, причем доминантом является *Fragilaria pinnata*. На ежеголовнике виды немногочисленны и в основном слабо развиты.

Такое деление термокарстовых озер на группы по фитоперифитону подтверждается в определенной степени кластерным анализом (рис. 4.2.4). При сравнении доминирующих комплексов диатомовых отчетливо выделяются группа А – заболоченных «мо-

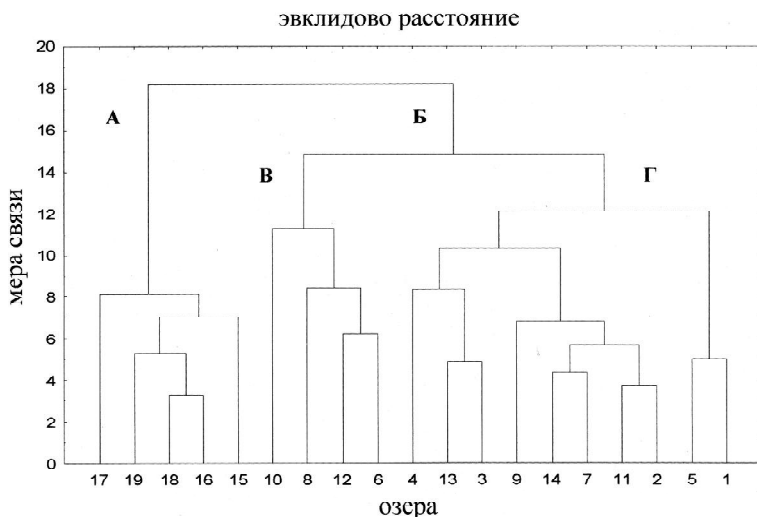


Рис. 4.2.4. Дендрограмма сходства термокарстовых озер по доминирующим видам эпифитона на основе евклидова расстояния по методу полной связи. Водоемы: 1 – оз. Безрыбное (Харбей), 2 – оз. № 3, 3 – № 1в, 4 – № 16 (Коротаиха); 5 – оз. № 83, 6 – оз. № 5, 7 – оз. № 8, 8 – оз. № 9, 9 – оз. № 24, 10 – оз. № 26, 11 – оз. № 48, 12 – оз. № 56 (Воркута); 13 – оз. № 2, 14 – оз. № 3, 15 – оз. № 4 (Уса); 16-19 – озера № 1, 3-5 (Кара).

ховых» озер в бассейнах Кары, Усы (обозначены на рис. под номерами 15-19) и группа водоемов Б. Последние разделяются по степени разнообразия и составу доминирующих видов. Группа В с озерами возвышенной части рельефа (№ 5, 9, 56) включает и оз. 26 на суглинистых грунтах. Озера группы В отличаются не только расположением, но и наличием зеленых мхов, и составом преобладающих видов. Водоемы группы Г в разной степени заболоченные, расположенные на торфяниках, в понижениях рельефа и на плакоре, имеют слабо развитую водную растительность и беднее как по составу в целом, так и по составу доминантов.

Пойменные озера. К этой группе водоемов из числа исследованных относятся озера в бассейнах рек Кары и Усы. В перифитоне озера, соединяющегося протокой с р. Кара (рН 8.2), диатомовые представлены 84 видами с разновидностями и формами, большинство из которых – обитатели дна. По числу видов преобладают роды *Navicula* (12) и *Nitzschia* (8 таксонов). Состав доминирующих комплексов отражает слабощелочную реакцию

водной среды. В обрастаниях мхов доминирует эпифит *Achnanthes lanceolata*, а на камнях – *Meridion circulare*, предпочитающий наличие слабого течения. Положения доминантов и субдоминантов достигают литоральные виды *Fragilaria pinnata*, *F. construens*, *Nitzschia fonticola*. Среди сопутствующих в этих условиях отмечены виды *Gomphonema olivaceum*, *Epithemia turgida*, *Navicula ignota* var. *palustris*, *Nitzschia amphibia*, *Surirella minuta*.

Пойменные озера в верховьях Усы (№ 5, 6) отличаются по разнообразию; в эпифитоне содержится от 30 до 57 таксонов. Большая часть их принадлежит родам *Eunotia* (19) и *Fragilaria* (11), остальные включают менее 10 таксонов. При этом в озерах, связанных с рекой, диатомовые разнообразнее; чаще других здесь встречаются *Fragilaria construens* f. *venter* и *Navicula radiosa*. При наличии быстрого течения в озера попадает и *Hannaea arcus*. Этим видам сопутствуют *Achnanthes linearis*, *A. suchlandtii*, *Cocconeis placentula* var. *euglypta*, *Cymbella gracilis*, *Eunotia bilunaris* var. *mucophila*, *Tabellaria flocculosa* и некоторые литоральные и донные диатомеи. В водоемах, соединяющихся с этими озерами, т.е. имеющими опосредованную связь с рекой, кроме перечисленных выше видов нередко *Cymbella minuta*, *Gomphonema gracile*, *G. parvulum*, *G. truncatum*, *Fragilaria pinnata* и др.

В приустьевом заболоченном озере (№ 7) доминирует *Tabellaria flocculosa*, а сопутствующий комплекс содержит типичных обитателей подобных местообитаний – *Eunotia nymanniana*, *Fragilaria constricta* et f. *stricta*, *Frustulia crassinervia*, *Neidium bisulcatum* и *Pinnularia interrupta*.

Своеобразно сообщество на нитчатых водорослях, называемое также метафитом. Данных по этой группировке мало. В оз. Безымянное (Харбейская система) метафитон хорошо развит, хотя качественно небогат: найдено 39 таксонов рангом ниже рода. Разнообразнее других представлен род *Achnanthes* (8 видов). Доминирует на нитчатых водорослях *Tabellaria flocculosa*, достигающая массового развития. Часто встречаются (оценка обилия 4 балла) и занимают положение субдоминантов *T. fenestrata*, *Fragilaria construens* f. *venter*, *F. pinnata*, *F. vaucheriae*. Им сопутствуют *Achnanthes linearis*, *Cymbella minuta*, *Eunotia minor*, *Navicula cryptocephala*, *N. pseudoscutiformis*, *N. seminulum*, *Nitzschia microcephala*, *N. palea*. Это преимущественно широко распространенные представители диатомовых. Сходство состава обрастаний сабельника в этом озере и нитчатых водорослей сред-

нее как в целом по составу ($K = 0.52$), так и основным видам (0.48).

В оз. Пеляжье метафитон хорошо развит, хотя его состав довольно однообразен (29 таксонов). Основу сообщества образуют виды родов *Tabellaria* и *Fragilaria*. Доминируют *Fragilaria vaucheriae* и *Tabellaria flocculosa*, причем, относительное обилие первого вида составляет 64%. Второе место в группировке занимает *Gomphonema parvulum* с оценкой обилия 4 балла; сопутствующими являются *Achnanthes lanceolata*, *A. subatomoides*, *Cymbella minuta*, *Diatoma elongatum*, *Eunotia bilunaris*, *Fragilaria construens*, *Tabellaria fenestrata* и некоторые другие виды. Общий вид для такого субстрата из числа литорально-эпифитных – *F. vaucheriae*, занимающий положение доминанта или субдоминанта в разных озерах.

Таким образом, диатомовые комплексы в фитоперифитоне различных озер тундры характеризуются существенным различием видового богатства, неоднородностью состава ведущих представителей и структуры доминирующих комплексов. Число таксонов, слагающих фитоперифитон, колеблется от 19 до 304. Наиболее разнообразны диатомеи этой экологической группировки в олиготрофных и мезотрофных, морфометрически сложных ледниковых озерах с различными экотопами и макрофитами.

Наименьшим таксономическим богатством отличаются малые мелководные озера с высокой цветностью и сфагновыми мхами. Известно, что кислые олиготрофные и дистрофные водные экосистемы, особенно расположенные на заболоченном ландшафте, характеризуются небольшим видовым разнообразием (Holopainen et al., 1988). Цветность озерной воды наряду с недостатком питательных веществ и кислой средой является важным ограничительным фактором для диатомовых, снижающим число и обилие видов (Merilainen, 1967; Ермолаев и др., 1971; Ноор, 1981; Станиславская, 1995; DeNicola, 2000 и др.). В таких водоемах более разнообразны десмидиевые водоросли; диатомовые могут быть представлены в массе, но небольшим количеством специфических видов, выдерживающих подобные условия. Примером озера с бедным составом диатомовых является незагрязненное озеро в бас. р. Колва, в котором найдено всего 15 видов диатомовых (Станиславская, 1994).

Выявлению особенностей распределения водорослей перифитона в озере, в частности, зависимости их от места обитания,

посвящено много работ, однако единого мнения по этой проблеме нет (Косятова, Эйно́р, 1992). Установлено, что состав и обилие водорослей на разных субстратах может отличаться (Кузько, 1990; Метелева, 2001; A comparative study..., 2005; Laugaste, Reunanen, 2005 и др.), что авторы объясняют биологией макрофитов или их «архитектурой», т.е. морфологическим строением. Растения с большей поверхностью вегетативных органов обеспечивают прикрепление эпифитов в большем количестве. Имеет значение и сочетание физико-химических и биологических факторов; не исключено влияние аллелопатии, конкуренции и выедания (Лукин, 2002; Комулайнен, 2004; Berger, Schager, 2004; Laugaste, Reunanen, 2005 и др.). Многие авторы указывают на отсутствие существенных различий фитоперифитона на разных субстратах и физиологической зависимости водорослей от растения-хозяина (Рычкова, 1975; Siver, 1977; Cattaneo, Kalff, 1979; Макаревич, 1985; Беляева, 2007 и др.). Возможно, влияние макрофитов имеет место, но определяющим фактором являются условия окружающей среды (Макаревич, 1985; Беляева, 2007). Заселение субстрата водорослями происходит чаще неизбирательно (Backhaus, 1967, по: Виноградова, 1994).

Анализ биотопической приуроченности перифитонных комплексов диатомовых водорослей в исследованных озерах не обнаруживает стабильных отличий ни в обилии, ни в составе диатомовых водорослей на разных видах живого субстрата. Обрастания всех макрофитов, за исключением батрахиума, харовых, а в отдельных случаях рдеста, характеризуются значительным обилием диатомовых в озерах тундры. В то же время обилие водорослей на одинаковых субстратах в одном озере бывает разным. Часть клеток после определенного периода формирования нароста может отрываться от субстрата и опадать, как это было установлено на примере искусственных субстратов (Roemer et al., 1984, по: РЖ Ботаника, 1985: 5В 113). Снижению обилия и разнообразия диатомовых, особенно в густых зарослях, может способствовать также сильное волновое воздействие, смывающее клетки с субстрата (Stevenson et al., 1996; Strand, Weisner, 1996). Эпифитон обильнее на тихих участках озер, чем на участках, подверженных механическому воздействию волн.

Состав диатомовых фитоперифитона на разных субстратах в большинстве озер сходен более чем наполовину; отличия касаются преимущественно единичных и редких по обилию видов. Это закономерно, учитывая влияние волн и пассивное оседание

форм других экологических группировок. Снижение в ряде случаев сходства доминирующих комплексов обусловлено большей частью различиями в месте произрастания или расположения субстратов, а также значительной разницей в богатстве и обилии видов на них. При этом выявленные отличия количественного и качественного планов относятся в основном к составу диатомовых на живом и неживом (каменистом) субстратах. Полученные нами результаты соответствуют данным о специфике обрастаний камней (Moore, 1974), которая заключается в слабом количественном и качественном развитии водорослей.

Состав и обилие наиболее распространенных видов фитоперифитона из родов *Achnanthes*, *Eunotia*, *Cocconeis*, *Cymbella*, *Epithemia*, *Gomphonema*, *Rhopalodia*, *Tabellaria* в водоемах неодинаковы и зависят от степени заболоченности водосбора и активной реакции среды. Постоянными компонентами являются литоральные и донные виды родов *Fragilaria*, *Navicula*, *Nitzschia*, а в условиях заболоченности – *Pinnularia*, *Neidium*, *Frustulia* и реже – *Anomoeoneis*. В условиях прибойной литорали или связи с рекой в число ведущих входят реофильные представители родов *Didymosphenia*, *Hannaea* и *Meridion*. Участие в доминирующих комплексах видов из родов *Opephora*, *Tetracyclus* и *Rhoicosphenia* даже в качестве сопутствующих наблюдается редко. Доминирующие комплексы перифитона в большинстве случаев многовидовые; гомогенностью состава отличаются малые сфагновые озера. В эпилитоне озер доминанты обычно отсутствуют, кроме таких биотопов, как прибойная литораль с узкой амплитудой экологических условий.

Сравнение состава ведущих видов фитоперифитона показало сходство диатомовых комплексов в исследованных водоемах и озерах в бассейнах рек Колва (Станиславская, 1994), Варкневыхьяха и Лабаханьяха (Стенина, 1994) в центральной части Большеземельской тундры. Близость состава обнаруживается и при сравнении водоемов востока Большеземельской тундры с озерами Зеленецким на Кольском п-ове (Алимов, Никулина, 1974), Красным на Карельском перешейке (Басова, 1976), термокарстовыми водоемами сибирской тундры (Левадная, Сафонова, 1972; Комаренко, Васильева, 1975; Васильева, Ремигайло, 1980). Есть также сходные эпифитные и литоральные виды среди диатомовых в осадках некоторых озер предгорного района Урала и Кольского п-ова (Extent, environmental..., 2002; Diatom inferred..., 2003). Озера субарктической Канады и арктической Аляски

(Stockner, Armstrong, 1971; Moore, 1974, 1976, 1980a, b; Veres et al., 1995) частично сходны по составу некоторых видов фитоперифитона из родов *Achnanthes*, *Anomoeoneis*, *Cymbella*, *Eunotia*, *Fragilaria*, *Navicula*, *Neidium*, *Tabellaria*. Представитель последнего рода – *T. flocculosa* достигал в пресных озерах субарктической тундры довольно высокого относительного обилия в эпилитоне (30%) и эпифитоне (51.3%). Постоянным компонентом фитоперифитона почти во всех водоемах является *Achnanthes minutissima*. Исследованные водоемы отличаются от ряда субарктических и арктических озер Канады и Аляски отсутствием среди доминантов и субдоминантов *Cymbella caespitosa*, *Diatoma vulgare*, *Epithemia turgida*, *Fragilaria capucina*, *F. crotonensis*, *Gomphonema intricatum*, *Nitzschia amphibia*, *Synedra (Fragilaria) pulchella*, *Rhoicosphenia abbreviata*, *Amphora coffeaeformis*. Все перечисленные виды свойственны эвтрофным озерам с повышенной минерализацией воды, подвергающимся влиянию моря или антропогенного воздействия. Не найден нами вид *Eucocconeis flexella*, приводимый для оз. Зеленецкое на выходе каменистых пород, по-видимому, характерный для горных водоемов.

Специфичен состав диатомовых в кислых и слабокислых тундровых водоемах, особенно с зарослями сфагновых мхов. Выявленное преобладание в них ацидофильных видов из родов *Anomoeoneis*, *Eunotia*, *Frustulia*, *Navicula* и *Pinnularia* характерно и для кислых дистрофных водоемов умеренной зоны (Порк, 1967; De Vries, 1984; DeNicola, 2000). При этом различия в составе диатомей обусловлены, скорее всего, ландшафтными особенностями региона и локальными условиями обитания в водоемах, в том числе более низкими значениями pH (3.1-4.2). Общие виды таких водоемов – *Eunotia bilunaris* с разновидностями, *E. veneris*, *E. tenella*, *Frustulia rhomboides* с разновидностями, *Navicula subtilissima*, *Tabellaria flocculosa*.

Таким образом, мозаичность структуры диатомовых комплексов фитоперифитона в исследованных водоемах обусловлена разнообразием экологических условий, которые, в свою очередь, связаны с целым рядом факторов. К ним относятся заболоченность ландшафта, генезис и морфометрические особенности озер, степень развития и разнообразие макрофитов, которые определяются физико-химическими условиями среды.

4.3. Фитобентос

К этому типу сообществ отнесены комплексы водорослей на поверхности донных отложений, которые представлены в разной степени разложившимися торфами и глинисто-илистыми грунтами. Входящие в состав этих сообществ диатомовые комплексы в исследованных озерах неоднородны. Более полные данные об их составе и структуре получены для водоемов бас. р. Коротайха.

Ледниковые озера характеризуются большим разнообразием диатомовых водорослей фитобентоса, примером чего может служить оз. Амбарты, в донных сообществах которого выявлены 295 видов с разновидностями и формами. Наибольшее количество их приходится на роды *Navicula* (54 таксона), *Nitzschia* (38), *Cymbella* (33), *Achnanthes* (30), *Pinnularia* (23), *Fragilaria* (19), *Eunotia* (17) и *Gomphonema* (13).

Литоральные и донные организмы, типичные обитатели фитобентоса, составляя половину диатомей – 148 таксонов, или 50%. Они встречаются в основном с небольшим обилием (табл. 4.3.1), но в доминирующем комплексе (41 таксон) занимают первое место (рис. 4.3.1). Массового развития из них достигают лишь *Fragilaria construens* и *F. pinnata*; субдоминанты – *Navicula cryptocephala*, *N. veneta* и *Nitzschia fonticola*. Остальные представители этой группы встречаются с обилием «нередко». Большинство типичных донных видов из родов *Amphora*, *Caloneis*, *Diploneis*, *Frustulia*, *Neidium*, *Pinnularia*, *Stauroneis* в озере малочисленны.

Значительная часть приходится на диатомовые, присущие обрастаниям. Это в основном представители родов *Achnanthes* и

Таблица 4.3.1

Соотношение групп диатомовых водорослей по отношению к местообитанию в фитобентосе оз. Амбарты

Обилие, балл	Группа диатомей по приуроченности к местообитанию				Всего
	L + B	Ep	P	LEp + BP + EpP	
6-4	2 / 0.7	0 / 0	0 / 0	3 / 1.02	5 / 1.7
3	16 / 5.4	14 / 4.7	2 / 0.7	4 / 1.4	36 / 12.2
2-1	130 / 44.0	79 / 26.7	11 / 3.8	34 / 11.5	254 / 86.1
Итого	148 / 50.1	93 / 31.4	13 / 4.5	41 / 14.0	295 / 100

Примечание. В числителе – число таксонов, в знаменателе – доля, %.

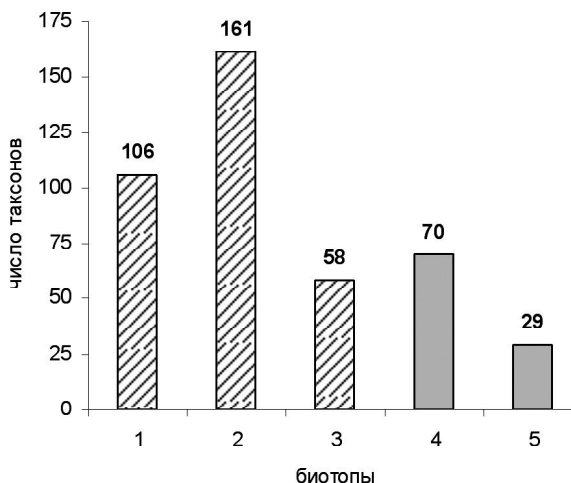


Рис. 4.3.1. Соотношение диатомовых водорослей по предпочтению местобитаний в составе (А) и доминирующем комплексе (Б) фитобентоса оз. Амбарты.

Cymbella, в меньшей степени – *Cocconeis*, *Eucocconeis*, *Eunotia*, *Gomphonema* и некоторые другие. Их разнообразие примерно одинаково как в видовом составе в целом, так и среди видов с оценками обилия 3-6 баллов. Высокого обилия эпифитные виды в фитобентосе не достигают, однако 14 диатомей входят в комплекс сопутствующих. Планктонные виды малочисленны. Доля видов, обитающих в разных экологических группировках, среди основных видов несколько выше, чем в составе в целом.

Состав и обилие диатомовых водорослей в различных биотопах озера отличаются (рис. 4.3.2, 4.3.3). В открытом побережье на поверхности песчано-илистых отложений (глубина до 0.6 м) они найдены в количестве 106 таксонов. Хотя это в основном типично донные организмы (до 60%), но высокого обилия они здесь не достигают. Доминанты и субдоминанты не отмечены; 11 таксонов встречаются с обилием «нередко», среди них *Navicula*

Рис. 4.3.2. Разнообразие диатомовых в фитобентосе различных биотопов оз. Амбарты. Основное озеро (столбцы заштрихованы): 1 – открытая литораль, 2 – редкие заросли арктофилы, 3 – густые заросли хвоща; залив (столбцы не заштрихованы): 4 – густые заросли хвоща и арктофилы, 5 – густые заросли арктофилы.



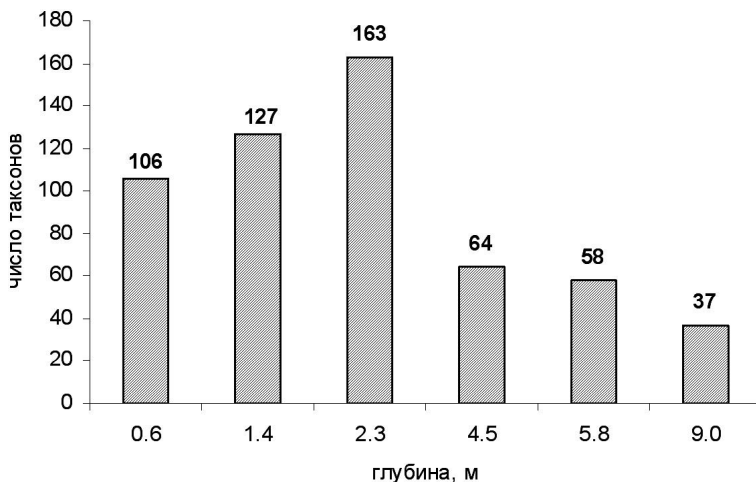


Рис. 4.3.3. Распределение разнообразия диатомовых водорослей в фитобентосе оз. Амбарты по глубине.

bacillum, *N. capitata* var. *hungarica*, *N. jaernefeltii*, *N. pseudanglica*, а также *Nitzschia palea* и другие. Нередки в этих местообитаниях *Achnanthes pusilla* и *Eucocconeis minuta*, которые одинаково легко поселяются как на частицах грунта, так и других субстратах. Около трети сообщества – эпифиты (31%), но большинство из них, как и планктонные формы, единичны. Исключение (с оценкой обилия 3 балла) составляют *Stephanodiscus hantzschii*, клетки которого оседают из планктона, а также *Gomphonema acuminatum* var. *coronatum* и *Cymbella minuta*, имеющие прочные створки. Последний вид приводится для Онежского озера как типичный эпифит, но «наиболее мобильный и легко транспортируемый» по территории дна (Давыдова, 1971).

Сходное разнообразие диатомовых выявлено в таком же биотопе залива, но их обилие здесь значительно выше, преимущественно за счет литоральных и литорально-эпифитных видов. В массе развивается и доминирует *Fragilaria pinnata*, субдоминантом является *F. construens* – виды, обычные в мелководных местообитаниях. Комплекс сопутствующих компонентов включает *Achnanthes peragalli*, *Navicula pseudoscutiformis*, *N. radiosa*, *Nitzschia frustulum* и другие виды. Большая роль колониальных представителей рода *Fragilaria* в прибрежных сообществах за-

лива связана с меньшим волновым воздействием по сравнению с тем, какое испытывают открытые участки беззарослевой литорали в озере. Развитию диатомовых в открытой литорали крупных озер препятствуют неблагоприятные условия обитания: частое и сильное гидромеханическое влияние волн и, в результате, повышенная мутность воды, а также более резкие, чем в других биотопах, колебания ее температуры.

Неоднородность распространения диатомовых водорослей характерна также для фитобентоса среди зарослей прибрежных макрофитов (рис. 4.3.2). Наибольшее разнообразие их обитателей наблюдается в типичных для озера редких зарослях арктофилы на каменисто-илистом грунте; среди них 55% составляют обитатели дна и 38% – обрастатели. Достаточное количество света, проникающего на дно, менее резкое механическое воздействие волн, обогащенный минеральными и органическими веществами илистый грунт способствуют развитию водорослей в таких экотопах. Наиболее обильны водоросли в углублениях между камнями. Доминирующий комплекс образуют 15 диатомей из родов *Fragilaria*, *Caloneis*, *Navicula*, *Nitzschia*, *Cymbella* и *Gomphonema*. Массовое развитие каких-либо видов не наблюдается. С оценкой обилия 5 баллов преобладает *Navicula cryptocephala* – вид, широко распространенный и в других прибрежных участках озера. Субдоминантами являются *N. veneta* и *Nitzschia fonticola*, им сопутствуют *Caloneis bacillum*, *Navicula menisculus*, *N. peregrina*, *Nitzschia dissipata* и другие виды.

Группировки фитобентоса в густых зарослях, состоящих из осоки, хвоща и арктофилы или чистых зарослей хвоща или арктофилы, менее богаты диатомовыми (29-70 таксонов). Доля донных обитателей здесь снижается до 25% за счет увеличения числа эпифитов (до 46%), интенсивно смываемых с растений в условиях волнового воздействия. Массового развития ни один из представителей диатомовых здесь также не достигает. Нередко встречаются следующие виды: литоральный – *Fragilaria pinnata*, бентосные – *N. jaernefeltii*, *N. pseudanglica*, бентосно-эпифитный – *Navicula cryptocephala*, эпифитные – *Achnanthes linearis*, *A. pusilla*, *A. subatomoides*, *Cymbella minuta* и эпифитно-планктонный – *Tabellaria flocculosa*. Среди густых зарослей арктофилы на дне нередко встречаются лишь *Stephanodiscus hantzschii* и *Tabellaria fenestrata*.

Видовой состав диатомовых водорослей в донных сообществах прибрежной зоны озера отличается (табл. 4.3.2). Диатомовые

Таблица 4.3.2

**Сходство диатомовых фитобентоса в экотопах прибрежной зоны
оз. Амбарты по составу (над диагональю)
и доминирующим комплексам (под диагональю)**

Экотоп	Открытая литораль	Редкие заросли арктофилы	Густые заросли арктофилы	Густые заросли хвоща
Открытая литораль	—	0.52	0.19	0.43
Редкие заросли арктофилы	0.16	—	0.17	0.41
Густые заросли арктофилы	0.17	0.0	—	0.30
Густые заросли хвоща	0.56	0.26	0.0	—

комплексы открытой литорали и прибрежной зоны с редкими зарослями сходны в средней степени. Значительно меньше степень сходства диатомовых в литорали без водной растительности и с густыми зарослями арктофилы ввиду малого разнообразия диатомей в фитобентосе этого местообитания. Комплексы видов открытой литорали и фитобентоса в густых зарослях хвоща более близки. Хотя диатомей в обрастаниях хвоща немного, но на дно они смываются волнами, по-видимому, легче, чем с других растений. Возможно, имеют значение морфологические особенности стеблей этого растения: жесткий эпидермис, наличие ребер и зубцов в местах сочленений. Редкие и густые заросли растений также отличаются по составу диатомовых на поверхности донных отложений. Показатели сходства доминирующих комплексов в большинстве случаев ниже ввиду преобладания единичных по обилию видов.

Неравноценное разнообразие диатомовых водорослей фитобентоса характерно и для разных по глубине участков озера (рис. 4.3.3). В поверхностном слое ила на глубине 1.4 м найдено диатомовых больше, чем в открытой литорали на глубине 0.6 м. Преобладают типичные обитатели дна (67%). Они составляют основную часть и в доминирующем комплексе, хотя максимального обилия не достигают. Ведущая роль в этом биотопе, как и в заливе, принадлежит литоральным и литорально-эпифитным видам. Обилие доминанта *Fragilaria pinnata* и субдоминанта *F. construens* здесь больше по сравнению с открытым мелководьем. С обилием «нередко» отмечены *Diploneis marginestriata*, *D. parma*, *Navicula cryptocephala*, *N. jaernefeltii*, *N. pseudoscutiformis*, *Nitzschia palea*, *Pinnularia mesolepta*, *P. microstauron*, *Stauroneis anceps* и ряд других, в том числе эпифитных видов.

Диатомовые водоросли на глубине 2.3 м еще разнообразнее, и более половины из них – типичные представители фитобентоса. Доминирующие комплексы не содержат массовых диатомей, десять таксонов имеют обилие «нередко». К их числу относятся вышеперечисленные виды рода *Fragilaria*, а также донные виды – *Navicula pupula*, *Nitzschia frustulum*, некоторые эпифиты из родов *Achnanthes*, *Cocconeis*, *Cymbella*, *Eunotia*, *Gomphonema* и др.

Диатомовые на глубине 4.5 и 5.8 м характеризуются меньшим разнообразием (64 и 58 видов соответственно). Около половины (50 и 45%) состава – донные диатомеи, но все они редки или единичны. С обилием «нередко» преобладают указанные выше представители *Fragilaria* и *Achnanthes*, а также *Tabellaria flocculosa*. Остальные представители всех экологических групп единичны.

Проба фитобентоса с глубины 9.0 м содержала всего 37 таксонов, и почти все они были малочисленны, за исключением *Fragilaria construens* с оценкой обилия 3 балла. Соотношение видов по предпочтению местообитаний сходно с таковым на меньших глубинах, отличаясь, как и на глубине 5.0 м, большей долей планктонных видов (16-14%). Это является следствием закономерного процесса накопления створок диатомей, осевших из фитопланктона по окончании вегетации, и сноса их в более глубокие участки озера. На фоне преобладания по разнообразию донных видов их обилие, следовательно, и ценотическая роль уменьшаются, начиная от 1.4 и до 9.0 м.

Сходство состава диатомей в целом и комплекса основных видов с обилием 3-6 баллов в фитобентосе прибрежной зоны озера в сравнении с другими экотопами снижается по мере увели-

Таблица 4.3.3

Коэффициенты сходства диатомовых фитобентоса в оз. Амбары по составу (над диагональю) и доминирующим комплексам (под диагональю)

Глубина, м	0.6	1.4	2.3	4.5	5.8	9.0
0.6	–	0.55	0.48	0.44	0.40	0.37
1.4	0.35	–	0.58	0.40	0.41	0.32
2.3	0.30	0.35	–	0.40	0.40	0.33
4.5	0.15	0.18	0.15	–	0.46	0.40
5.8	0.15	0.27	0.15	0.66	–	0.46
9.0	0.0	0.10	0.0	0.0	0.50	–

чения глубины (табл. 4.3.3). Более близки по составу диатомовые на глубинах 1.4 и 2.3 м за счет видов с низким обилием.

Как показал анализ, оптимальная глубина для развития диатомовых в фитобентосе оз. Амбарты от 1.4 до 2.5 м, где выявлено их максимальное разнообразие и сравнительно высокое обилие. Аналогичные данные получены для оз. Красное в Карелии. В качестве оптимальной для развития микрофитобентоса в этом озере была установлена глубина 2 м, где имеется еще достаточное количество света, но уже меньше проникают волновые колебания (Басова, 1976). В оз. Кубенское наибольшая численность диатомовых водорослей выявлена на глубине 2.3 м, где условия седиментации их створок наиболее благоприятны (Давыдова, 1977). Одной из причин разнообразия водорослей на этой глубине может являться также развитие мхов на плотном грунте, что наблюдалось нами и в оз. Амбарты.

В расположенном поблизости оз. № 4 фитобентос менее разнообразен; диатомовые представлены 94 видами с разновидностями и формами. Состав его формируется главным образом за счет типичных обитателей дна из родов *Navicula* (19) и *Pinnularia* (13), которые не входят, однако, в доминирующие комплексы; разнообразны также представители рода *Fragilaria* (12 таксонов). Около 21% приходится на формы обрастаний. Наибольшую роль в формировании сообществ играют литоральные формы, но массовых видов нет. Значительных отличий разнообразия по глубинам не наблюдается, что объясняется тем, что мелководная прибрежная зона практически отсутствует. На дне в середине озера (глубина 5.0 м) диатомовых почти столько же (69 таксонов), сколько у берега (60 таксонов); с оценкой обилия 4 балла преобладает один вид – *Fragilaria pinnata*. Большая группа образована сопутствующими диатомовыми с оценкой обилия 3 балла. Кроме широко распространенных, в него входят относительно редкие диатомеи: *Diploneis marginestriata*, *Navicula elginensis*, *N. laevissima*, *N. porifera* var. *opportuna*, *N. pupula* var. *mutata*, *Stauroneis smithii*. В подвергающемся прибою прибрежье с редкими хвощами и сабельником видов с высоким обилием нет; нередко встречаются представители рода *Fragilaria* с разновидностями, а также *Achnanthes kryophila*, *A. laterostrata*, *A. oestrupii*, *Cymbella sinuata* и некоторые другие.

В оз. Лопастьевидное с хорошо развитой береговой линией и зарослями макрофитов найдено 95 видов с разновидностями и формами. По систематическому разнообразию преобладают

Navicula (26), *Achnanthes* (15) и *Pinnularia* (10 таксонов). Большинство родов, характерных для фитобентоса, малоразнообразны. Около 28% составляют эпифиты; все они единичны по обилию. Доминанты не выделяются, и все виды основного комплекса развиты примерно одинаково. Относительно глубокие участки озера (3.7 м) диатомовыми бедны и представлены всего 15 таксонами, из них с обилием «нередко» отмечены лишь *Fragilaria pinnata*, *F. construens* и *F. virescens* var. *elliptica*. Разнообразие диатомей в прибрежных участках озера значительно выше; здесь найдено 89 видов с разновидностями. При этом в сообществах на каменисто-илистых грунтах со мхом они не только разнообразны, но и довольно хорошо развиты. И хотя массовые виды отсутствуют, но 20 таксонов встречаются с оценками обилия 3 балла. Кроме вышеперечисленных диатомей рода *Fragilaria*, к ним относятся характерные для донных альгоценозов *Amphora ovalis*, *Navicula bacillum*, *N. cryptocephala*, *N. declivis*, *N. ignota* var. *palustris*, *N. latens*, *N. minuscula*, *N. pseudoscutiformis*, *N. radiosa*, *Nitzschia dissipata* и ряд других. Нередки также виды рода *Achnanthes*: *A. exigua*, *A. gracillima*, *A. laterostrata*, *A. marginulata* и *A. ventralis*.

Отсутствие диатомовых с высоким обилием характерно и для фитобентоса оз. Каляты, в котором выявлено 155 видов с разновидностями и формами. По числу таксонов выделяются роды *Navicula* (41), *Achnanthes* (20), *Nitzschia* (17), *Pinnularia* (16), *Fragilaria* (12) и *Cymbella* (10). Обилие и разнообразие водорослей на разной глубине отличаются. В середине озера (глубина 3.0 м), несмотря на высокую прозрачность, диатомовых очень мало, обнаружены лишь единичные виды родов *Gyrosigma*, *Navicula*, *Pinnularia* и *Stauroneis*. Наибольшее разнообразие (153 таксона) и обилие диатомовых характерно для глубины 0.3 м среди зарослей арктофилы. Диатомовые водоросли здесь довольно хорошо развиты. Хотя массовые виды отсутствуют, но большое количество представителей (31 таксон) отмечены с обилием «нередко». Это в основном виды рода *Navicula*: *N. bacillum*, *N. capitatoradiata*, *N. declivis*, *N. jaernefeltii*, *N. latens*, *N. menisculus*, *N. minuscula* var. *muralis*, *N. pseudoscutiformis*, *N. seminulum*, *N. similis*. Кроме них с оценкой обилия 3 балла встречаются *Fragilaria brevistriata* и некоторые вышеперечисленные виды указанного рода, а также *Stauroneis anceps*, *Pinnularia viridis*, *Nitzschia dissipata* и ряд других. В этот обширный комплекс входят также ограниченно распространенные эпифиты *Achnanthes*

devilensis, *A. bioretii*, *A. borealis*, *A. peragalli*, *A. ventralis*. Большинство видов из родов *Caloneis*, *Hantzschia*, *Neidium*, *Nitzschia*, *Pinnularia*, *Surirella* и, кроме того, большое количество обитателей эпифитона, оседающих на поверхность грунта, найдено с обилием 1-2 балла. В углублениях между камнями на песчано-каменистом грунте диатомей мало (15 таксонов); с обилием 3 балла встречены широко распространенные *Fragilaria pinnata*, *F. virescens* var. *elliptica*, *Navicula cryptocephala*.

Другие относительно глубокие ледниковые озера также характеризуются отсутствием массовых видов-доминантов, основную часть сообществ составляют водоросли с обилием «нередко». Анализ проб ила из глубоких участков оз. Бол. Харбей позволяет отметить в качестве основных компонентов бентической группировки (56 таксонов) представителей родов *Fragilaria*, *Navicula* и *Achnanthes*, хотя разнообразие их невелико. На поверхности илистого грунта нередко встречаются *Fragilaria brevistriata*, *F. construens* var. *construens*, *F. construens* f. *binodis*, *F. construens* f. *venter*, *F. pinnata*. Из числа донных форм, наряду с широко распространенным в северных водоемах видом *Navicula pseudoscutiformis*, найдены довольно редкие – *N. cocconeiformis*, *N. jaernefeltii*, *N. jentzschii*, *N. porifera* var. *opportuna*. Виды *Achnanthes calcar*, *A. laterostrata*, *A. oestrupii* присутствуют как в обрастаниях, так и бентосе. Обнаруженные с оценкой обилия 3 балла *Aulacoseira subarctica* и *Tabellaria fenestrata*, попадая на дно из планктона, сохраняют жизнеспособность и в этом биотопе. Типично донные крупные виды с толстыми прочными створками из родов *Diploneis*, *Gyrosigma*, *Stauroneis*, *Pinnularia*, *Opephora* немногочисленны.

В фитобентосе оз. Проточное диатомовые водоросли найдены в количестве 144 таксонов, массового развития они не достигают. Наиболее разнообразны роды *Navicula* (26), *Fragilaria* (14), *Achnanthes* (14), *Pinnularia* (13), *Cymbella* (11) и *Nitzschia* (10). В наилке литорали преобладают широко распространенные виды рода *Fragilaria* и *Navicula pseudoscutiformis*. Им сопутствует обширный комплекс донных видов и компоненты обрастаний. Фитобентос в этом озере отличается от других альгоценозов более частой встречаемостью видов с толстостенными створками: *Eucocconeis onegensis*, *Gyrosigma acuminatum*, *Pinnularia major*, *Stauroneis phoenicenteron*, *Surirella tenera* var. *nervosa*, *Tetracyclus emarginatus*, а также *Amphora pediculus*, *Caloneis bacillum*, *Navicula pseudolanceolata*, *Nitzschia microcephala*, *Pinnularia semicrucata*, *P. subrostrata* и некоторых других.

Термокарстовые озера. Количество и состав диатомовых водорослей в фитобентосе водоемов с **торфянистыми донными отложениями** различны в зависимости от степени зарастания водными мхами и заболоченности. В малых и мелких заболоченных озерках дно покрыто моховой подушкой, поэтому сообщество на поверхности донных отложений слабо развито. Состав диатомовых водорослей в пробах, взятых со дна подо мхами и со мхов, сходен. При этом основная роль принадлежит донным видам из родов *Pinnularia*, *Frustulia*, *Anomoeoneis*, которые в условиях недостатка света на дне, благодаря способности передвигаться, развиваются преимущественно на мхах.

В частично заболоченных озерках, заросших мхами, состав диатомей в фитобентосе мало разнообразен. Примером тому является оз. № 9 в окрестностях г. Воркута. В пробе с поверхности непокрытого мхами дна найдено 50 видов с разновидностями, среди которых наиболее многочисленным оказался род *Eunotia* (19 таксонов). При этом характерные представители донных сообществ из родов *Fragilaria*, *Frustulia*, *Navicula*, *Neidium*, *Nitzschia*, *Pinnularia* и *Stauroneis* составляют всего 38%, и их обилие в основном низкое. В числе часто встречающихся отметим *Fragilaria construens* f. *venter*, *Frustulia crassinervia*, *Nitzschia frustulum* var. *perminuta*, *Pinnularia interrupta* и *P. subcapitata*. Основная масса диатомей в донном сообществе – эпифиты из родов *Eunotia* и *Achnanthes*.

В незаболоченных мелких водоемах без зарослей мхов диатомовые на торфянистом дне довольно обильны. В одном из водоемов бас. Коротайхи (№ 1а) они представлены 96 видами с разновидностями и формами, среди которых 47% бентосных. По разнообразию выделяются лишь *Pinnularia* (18 таксонов) и *Navicula* (14). Доминирующий комплекс представлен 32 видами с разновидностями, в нем наибольшее участие принимают представители этих двух родов (8 и 7 таксонов), а также *Fragilaria* (5 таксонов). В прибрежье (глубина 0.3 м) диатомовых значительно больше – 73 таксона, чем в середине водоема (глубина 1.5 м) – 59 таксонов за счет видов с небольшим обилием. Разнообразие диатомей выше у берега, что обусловлено наличием на торфяном дне полуразложившихся растительных остатков осок, сальника, пушицы, окаймляющих водоем. Такой грунт более благоприятен для заселения диатомовыми водорослями, так как обогащен органическими веществами и защищен от волнового воздействия. Доминируют в этом сообществе *Fragilaria pinnata*,

F. virescens var. *elliptica* et var. *oblongella*. Им сопутствуют большей частью виды родов *Pinnularia*, *Navicula* и *Stauroneis*. Среди них – *Pinnularia hemiptera*, *P. interrupta*, *P. nodosa*, *Navicula declivis*, *N. laevissima*, *N. minuscula*, *N. pseudoscutiformis*, *Stauroneis anceps*, *S. smithii* и другие, в том числе эпифиты. С оценкой обилия 3 балла встречается довольно редкая разновидность – *Fragilaria pinnata* var. *trigona*. Как и в других водоемах, большинство компонентов фитобентоса имеют оценки обилия 1-2 балла.

Водоемы с илистыми грунтами. В фитобентосе оз. Безрыбное (бас. Коротаихи) найдено 80 видов с внутривидовыми таксонами. Они наполовину (52%) состоят из типичных обитателей дна. Основной род по разнообразию среди них *Navicula*, включающий 20 видов, разновидностей и форм; он же стоит на первом месте по обилию. Массовое развитие диатомей не наблюдается, и доминанты отсутствуют. Для этого озера, как и некоторых других, характерны комплексы представителей с одинаковым невысоким обилием. Бентос открытых участков в центральной части озера на глубине 1.5 м, несмотря на доступ света (прозрачность до дна), очень беден; здесь найдено всего 20 таксонов. Все существенные таким альгоценозам виды единичны; с обилием 3 балла отмечен лишь вид *Fragilaria pinnata*. В беззарослевом прибрежье на глубине 0.5 м диатомеи более разнообразны (70 таксонов), и наряду с этим видом нередко встречаются также *Fragilaria construens*, *Navicula cryptocephala*, *N. declivis*, *N. exigua*, *N. minuscula*, *N. veneta*, *Nitzschia communis* var. *abbreviata*.

Сравнение исследованных водоемов показало, что они различны по обилию, разнообразию и составу основных видов диатомовых в фитобентосе. Ледниковые озера, морфометрически сложные, с наличием водной растительности богаче диатомовыми водорослями в сравнении с термокарстовыми водоемами. Распределение диатомовых водорослей по глубине в разных водоемах неравномерно. В относительно глубоких озерах наибольшее обилие и количество видов выявлено на глубине около 2 м, где значительную роль в концентрации клеток играют благоприятные гидрологические условия: снижение волнового воздействия и осаждение водорослей из других сообществ. С увеличением глубины разнообразие уменьшается, главным образом, из-за недостатка света. Известно, что диатомовые водоросли фитобентоса в крупных глубоких озерах обильны и однообразны по структуре комплексов по всему дну, если оно целиком входит в

эвфотическую зону (Давыдова, 1985), а ветровое перемешивание способствует разносу водорослей. В мелководных водоемах диатомовые лучше развиваются на дне прибрежной зоны. Это обусловлено благоприятным световым и температурным режимом, наличием мхов, растительных остатков, а в некоторых случаях и притоком поверхностных вод, нередко обогащенных биогенными веществами естественного происхождения. Препятствовать развитию диатомовых в центральной части мелководных водоемов при полной прозрачности воды может неустойчивость, подвижность торфянистых или тонкоилистых грунтов в результате почти постоянного ветрового воздействия.

Наиболее сложная структура доминирующих комплексов отмечена в донных сообществах среди зарослей макрофитов с низкой сомкнутостью. С увеличением их густоты уменьшается видовое богатство диатомей, снижается участие донных видов в формировании фитобентоса, повышается роль эпифитов. Возрастание удельного веса представителей этой группы в фитобентосе и небольшая доля планктонных форм отмечались и для литоральной зоны Онежского озера на сильно зарастающих станциях, куда почти не проникают пелагические водные массы (Давыдова, 1971). Возможно также неблагоприятное влияние на водоросли продуктов распада макрофитов или выделения ими альгицидов. Такие примеры аллелопатического воздействия водных растений на сообщества фитопланктона и фитобентоса известны (Mulderij et al., 2006).

Структура диатомовых комплексов донных сообществ в большинстве исследованных озер сложная; ни один из видов обычно не достигает массового развития, часто доминанты вообще отсутствуют. Основу нередко образуют группы, состоящие из большого числа представителей (до 20 в озере) с обилием в 3-4 балла. Подобная особенность фитобентоса отмечена также для Онежского озера (Давыдова, 1975) и оз. Красного (Басова, 1976). Типичные представители таких групп – литоральные и литорально-эпифитные виды из рода *Fragilaria*, а также донные – из родов *Navicula* и *Nitzschia*. Среди них наиболее распространенными являются *Fragilaria pinnata*, *F. construens* f. *venter*, реже – *F. brevistriata* и *F. construens*, а в ряде термокарстовых озер – *F. virescens* с разновидностями. Эти диатомеи, а также разновидности *F. virescens* отмечены в числе наиболее обычных для озер тундровой зоны в бас. р. Печора, на Таймыре (Laing, Small, 2000; Extent..., 2002), озер Кольского п-ова (Diatom inferred...,

2003), некоторых озер Финляндии (Ollikainen et al., 1993). Виды *Amphora pediculus*, *Fragilaria construens*, *Navicula cryptocephala*, *N. pseudoscutiformis* входят в состав сообществ донных отложений в некоторых водоемах арктической Канады (Moore, 1981; Lim et al., 2001). Ряд диатомовых – *Amphipleura rutilans*, *Cymatopleura elliptica*, *Fragilaria capucina*, *Navicula gregaria*, *N. phyllepta*, *Nitzschia acicularis*, *N. amphibia*, *N. dissipata*, *Denticula tenuis* и многие другие играют значительную роль в эпипелоне канадских арктических островов (Moore, 19806; Antoniadou et al., 2005). В исследованных озерах они существенного значения в фитобентосе не имеют, так как в большинстве своем предпочитают повышенную минерализацию воды и щелочную реакцию водной среды. В основном с малым обилием в озерах востока Большеземельской тундры встречаются виды из родов *Amphipleura*, *Caloneis*, *Cymatopleura*, *Diploneis*, *Gyrosigma*, *Navicula*, *Neidium*, *Nitzschia*, *Opephora*, *Pinnularia*, *Stauroneis*, *Surirella*.

В мелких озерах на торфяниках заболоченных ландшафтов возрастает роль представителей родов *Frustulia*, *Pinnularia*, *Eunotia* и отдельных ацидофильных видов рода *Navicula* в доминирующих комплексах. Увеличение их разнообразия в поверхностных слоях донных отложений присуще также временным прудам, глубоким маломинерализованным озерам горных тундр и заболоченным водоемам других районов (Жузе, Сечкина, 1960; Стенин, 1972; Moore, 19806; Walker, Paterson, 1986; Anderson, 1990; Extent..., 2002; Денисов, 2005) с реакцией среды от кислой до нейтральной.

Существенное значение для развития и разнообразия диатомовых водорослей в разных сообществах имеют происхождение водоема, его морфометрия (особенно изрезанность береговой линии и глубина), характер донных отложений и наличие зарослей растений. При значительном сходстве степени минерализации водной среды большое влияние на видовое богатство и состав диатомовых комплексов в фитопланктоне, перифитоне и фитобентосе оказывает величина pH.

5. ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ СОСТАВА ДИАТОМОВЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ

Альгофлора, как любая другая флора, отличается определенным набором видов и соотношением между ними – признаками, которые характеризуют разнообразие. Традиционными показателями разнообразия растительных организмов, в том числе водорослей, являются флористическое богатство, выраженное в количестве таксонов разного ранга, систематическое разнообразие, определяемое их соотношением, а также таксономическая структура.

5.1. Флористическое богатство и систематическое разнообразие

В исследованных озерах восточной части Большеземельской тундры зарегистрировано 502 вида (622 с разновидностями и формами) диатомовых водорослей, которые относятся к 45 родам, 17 семействам, двум порядкам и двум классам (см. Приложение). В результате исследований сведения об этой группе водорослейполнились на 277 видов с разновидностями и формами со времени первого обобщения (Стенина, 1978) и еще на 57 таксонов (в одинаковом номенклатурном объеме) после публикации сводного списка водорослей континентальных и приморских водоемов Большеземельской и частично Канинской тундры (Гецен и др., 1994). Нужно отметить, что количество диатомовых водорослей, приведенных в указанной работе, уменьшилось на 63 таксона в результате многочисленных номенклатурных изменений в отделе Bacillariophyta, в частности, упразднения большого количества разновидностей и даже некоторых видов (Krammer, Lange-Bertalot, 1986, 1988, 1991a, b). На заключительном этапе подготовки рукописи были найдены три новых вида для европейского Северо-Востока (Юсева и др., 2004): *Fragilaria elliptica* Schum., *Eunotia rhomboidea* Hust., *Caloneis aerophila* Bock.

Дополнение систематического списка произошло в основном за счет представителей семейств *Naviculaceae*, *Nitzschiaceae*, *Achnantheae*, *Fragilariaceae* и *Eunotiaceae* (расположены по степени значимости), являющихся преимущественно обитателями сообществ фитоперифитона и фитобентоса, – ранее слабо изученных экологических группировок. Найдены виды из трех новых для территории родов – *Denticula*, *Bacillaria* и *Stenopterobia*. Это редкие или стенобионтные виды, которые обычно не имеют широкого распространения; только охват разнообразных с экологической точки зрения водоемов позволил их выявить. Диатомовые водоросли в озерах рассматриваемой территории составляют 62% представителей этой группы, идентифицированных для различных водных объектов европейского Северо-Востока (Лосева и др., 2004), что указывает на значительный вклад озерных комплексов в разнообразие альгофлоры данного региона.

Сравнение флористического богатства диатомовых с составом водорослей сопредельных территорий свидетельствует о достаточно высокой степени разнообразия этой группы в озерах восточной части Большеземельской тундры. В наиболее близких в географическом отношении, но преимущественно горных озерах Полярного Урала установлено по обобщенным нами данным 314 видов с внутривидовыми таксонами диатомовых (Стенин, 1972; Ярушина, 2003, 2004). Для озер Мурманской области определено 118 видов, разновидностей и форм (Догадина, Горбулин, 1994). В азиатской части Крайнего Севера России флористически богатый состав диатомовых в количестве 648 таксонов рангом ниже рода (без учета номенклатурных изменений) выявлен в различных типах водоемов бас. р. Анадырь (Харитонов, 1981). Приведенное позже В.Г. Харитоновым (1998) количество диатомовых для Чукотки – 800 видов (при отсутствии списка) является в настоящее время самым большим для Крайнего Севера. Однако оно отражает видовое богатство не только флоры озер, но и других типов естественных и антропогенно измененных водных объектов. По мнению В.Г. Харитонova, одной из причин высокого разнообразия является своеобразная палеоистория и палеогеография региона. В водоемах и водотоках тундр Якутии (Флора тундровой..., 1991) найдено 450 внутривидовых таксонов диатомовых. Результаты сравнения показывают, что уровень богатства изученной нами флоры диатомовых водорослей вполне сопоставим и несколько превышает таковой в других высокоширотных регионах.

Одним из важных показателей флоры является таксономическое разнообразие, которое выражается в пропорциях числа видов, родов и семейств. В исследованном озерном комплексе диатомовых водорослей востока Большеземельской тундры среднее число видов в семействе составляет 29.5, и большинство семейств (53%) включают более 10 видов. Коэффициент отношения числа родов к числу семейств равен 2.7. При этом значительная часть семейств (64.7%) содержит один-два рода (рис. 5.1.1), а почти треть представлена одним родом (29.4%). Такая же особенность характерна для родового спектра. Родовой коэффициент равен 11.2, а роды почти наполовину (48.9%) представлены одним-двумя видами и на 33% – одним видом (рис. 5.1.2). Выявленная для сосудистых растений закономерность усиления роли одно-двувидовых семейств и родов в арктических и гипоарктических флорах (Толмачев, 1974; Ребристая, 1977) оказалась общей и для водорослей (Гецен и др., 1994; Разнообразие..., 2005). Кроме того, такая особенность характерна для молодых флор, имеющих миграционное происхождение. В отношении комплекса диатомовых водорослей в озерах восточной части Большеземельской тундры это подтверждается лишь преобладанием в их составе малородовых семейств и маловидовых родов, но не маловидовых семейств. Лишь четыре семейства из 17 содержат по одному-два вида.

Соотношение количества таксонов диатомовых водорослей составило в озерах исследованного района 1:2.7:29.5. Для субарктических и арктических тундр Якутии этот показатель для во-





Рис. 5.1.2. Распределение видового богатства диатомовых водорослей по родам в озерах востока Большеземельской тундры.

доемов и водотоков равняется 1:2.6:17.0 (Флора тундровой..., 1991), из чего видно, что насыщение семейств родами составляет близкие величины, а видовая насыщенность семейств в озерах востока Большеземельской тундры значительно выше.

Несколько больше (11.2) и насыщенность родов видами в изученном регионе в сравнении с данными по Якутии, где родовой коэффициент для диатомовых водорослей разнотипных водоемов составил 7.4-8.9 (Васильева, 1989; Флора тундровой..., 1991). Различно соотношение количества внутривидовых таксонов по отношению к количеству видов (1.2 и 1.6); в тундрах Якутии оно выше. В определенной мере это связано с номенклатурными изменениями, в результате которых выделение многих разновидностей и форм диатомовых было упразднено. В отношении высших растений сделано предположение (Толмачев, 1974), что соотношение числа видов и родов может свидетельствовать о тенденциях в развитии флоры: чем выше родовой коэффициент, тем больше выражены автохтонные процессы во флорогенезе. В то же время снижение коэффициента указывает на усиление аллохтонных тенденций в развитии флоры вследствие широкой миграции видов. Исследования диатомовых в Большеземельской тундре показали, что высокая родовая насыщенность может быть обусловлена также разнообразием экологических ниш.

5.2. Систематическая структура

Таксономическое богатство диатомовых в исследованных озерах формируется в основном представителями класса *Pennatophyceae*, их насчитывается 485 видов (96.6%), или 593 таксона с учетом разновидностей и форм. На класс *Centrophyceae* (*Coscinodiscophyceae*) приходится лишь незначительное число диатомей – 27 видов (29 с разновидностями и формами). Входящие в него семейства представлены небольшим числом таксонов (табл. 5.2.1); семейство *Rhizosoleniaceae* содержит всего один вид. Подобное соотношение представляет типичный спектр диатомовых водорослей в современных пресных водоемах. В порядке *Araphales* три семейства, восемь родов и 45 видов (72 с учетом разновидностей и форм). Он включает примитивные по строению, неподвижные, чаще колониальные диатомей, среди которых семейство *Fragilariaceae* стоит на первом месте по числу таксонов. Наибольшим разнообразием отличается порядок *Raphales*, ему принадлежат 10 семейств, 31 род и 430 видов (521 с внутривидовыми таксонами) при наибольшем разнообразии семейства *Navi-*

Таблица 5.2.1

**Таксономическое богатство семейств диатомовых водорослей
в озерах востока Большеземельской тундры**

Место семей- ства	Семейство	Число родов	Число видов		Число видов с разновидностями и формами	
			абс.	%	абс.	%
1	<i>Naviculaceae</i>	11	190	37.8	225	36.2
2	<i>Bacillariaceae</i>	3	46	9.2	61	9.7
3	<i>Cymbellaceae</i>	2	55	11.0	60	9.6
4	<i>Fragilariaceae</i>	4	34	6.8	57	9.3
5	<i>Achnantheaceae</i>	3	45	9.0	56	9.0
6	<i>Eunotiaceae</i>	2	42	8.4	50	8.1
7	<i>Gomphonemataceae</i>	2	26	5.2	34	5.5
8	<i>Surirellaceae</i>	4	16	3.2	20	3.0
9	<i>Stephanodiscaceae</i>	3	15	3.0	15	2.4
10	<i>Aulacoseiraceae</i>	1	9	1.8	11	1.8
11	<i>Epithemiaceae</i>	2	7	1.4	11	1.8
12	<i>Diatomaceae</i>	2	6	1.2	9	1.4
13	<i>Tabellariaceae</i>	2	5	1.0	6	1.0
14	<i>Rhopalodiaceae</i>	1	2	0.4	3	0.5
15	<i>Melosiraceae</i>	1	2	0.4	2	0.3
16-17	<i>Rhizosoleniaceae</i>	1	1	0.2	1	0.2
16-17	<i>Rhoicospheniaceae</i>	1	1	0.2	1	0.2
	Всего	45	502	100	622	100

culaceae. Входящие в этот класс водоросли преимущественно одноклеточные, способные прикрепляться к субстрату, двигаться по его поверхности или углубляться в грунт. Это прогрессивная группа водорослей, развитие которых шло по пути приспособления к подвижному образу жизни.

Основное внимание при анализе систематической структуры флоры уделяется богатству ведущих семейств (Толмачев, 1974). В настоящей работе анализируется соотношение семейств по числу таксонов рангом ниже рода из-за продолжающихся таксономических преобразований, в частности, перевода многих разновидностей в ранг видов. Это создает неустойчивость их положения в таксономической структуре. Первое место среди выявленных диатомовых водорослей занимает центральное в классе *Pennatophyceae* семейство *Naviculaceae*, включающее 225 таксонов, относящихся к 11 родам, что составляет более трети всего

состава (табл. 5.2.1). Второе и третье места занимают семейства *Bacillariaceae* и *Cymbellaceae*, практически равные по разнообразию (61 и 60 видов с разновидностями и формами), далее в семейственном спектре расположены *Fragilariaceae*, *Achnanthes* и *Eunotiaceae* (57, 56 и 50 таксонов соответственно). Довольно разнообразны также семейства *Gomphonemataceae*, *Surirellaceae*, *Stephanodiscaceae* (34, 20 и 15 таксонов). Относительно небольшое количество диатомовых включают семейства *Aulacoseiraceae* и *Epithemiaceae* (по 11 таксонов); остальные содержат менее 10 таксонов (табл. 5.2.1). Во флористике высших растений обычно сравнивается значение и соотношение 10 ведущих семейств. Проведенный анализ таксономической структуры диатомовых водорослей в озерах востока Большеземельской тундры показывает, что даже перечисленные девять семейств, каждое из которых содержит не менее 10 видов, включают почти полностью видовой состав (469 видов, или 93.4%). При этом уже в трех первых семействах сосредоточено более половины выявленных видов и таксонов рангом ниже рода. Все семейства, за исключением *Naviculaceae*, представлены диатомовыми из 1-4 родов. Около половины семейств содержат от одного до семи видов, а четыре типично маловидовых семейства включают по одному или два вида.

Одним из важных показателей флористического богатства является родовой спектр. Ведущими родами (табл. 5.2.2) по числу таксонов являются *Navicula* (122), *Nitzschia* (57), *Cymbella* (55), *Fragilaria* (54), *Eunotia* (49), *Achnanthes* (48), *Pinnularia* (43), *Gomphonema* (33). Менее разнообразны роды *Neidium* (15), *Surirella*, *Stauroneis* (по 14), *Aulacoseira*, *Caloneis* (по 11), *Cyclotella*, *Diploneis*, *Epithemia* (по 10 таксонов) и другие. В шести наиболее богатых родах сосредоточено более половины всего состава — 384 таксона, или 63%. Распределение видов по родам неравномерно. Половина из них (22 рода, или 49%) представлена одним-двумя таксонами, в том числе более трети родов (15, или 33%) содержат всего один вид. Большей частью это типичные одновидовые и маловидовые роды.

Последовательность семейств в таксономической структуре состава диатомовых водорослей восточной части региона почти соответствует таковой в целом для Большеземельской тундры (Гецен и др., 1994), что свидетельствует об общих закономерностях формирования альгофлоры региона. Сходство заключается в том, что значение девяти семейств, составляющих основу раз-

Таблица 5.2.2

**Спектр родов диатомовых водорослей
в озерах востока Большеземельской тундры**

Место рода	Род	Число видов		Число видов, разновидностей, форм	
		абс.	%	абс.	%
1	<i>Navicula</i>	105	21.0	122	19.6
2	<i>Nitzschia</i>	44	8.8	57	9.0
3	<i>Cymbella</i>	50	10.0	55	8.8
4	<i>Fragilaria</i>	31	6.0	54	8.7
5	<i>Eunotia</i>	41	8.0	49	7.9
6	<i>Achnanthes</i>	38	7.6	48	7.7
7	<i>Pinnularia</i>	32	6.4	43	6.9
8	<i>Gomphonema</i>	25	5.0	33	5.3
9	<i>Neidium</i>	12	2.4	15	2.4
10-11	<i>Surirella</i>	11	2.2	14	2.0
10-11	<i>Stauroneis</i>	12	2.4	14	2.0
12-13	<i>Caloneis</i>	10	2.0	11	1.8
12-13	<i>Aulacoseira</i>	9	1.8	11	1.8
14-16	<i>Diploneis</i>	10	2.0	10	1.6
14-16	<i>Cyclotella</i>	10	2.0	10	1.6
14-16	<i>Epithemia</i>	6	1.2	10	1.6
17	<i>Diatoma</i>	5	1.0	7	1.1
18	<i>Cocconeis</i>	4	0.8	6	1.0
19	<i>Amphora</i>	5	1.0	5	0.8
20	<i>Frustulia</i>	4	0.8	4	0.6
21-27	<i>Stephanodiscus</i>	3	0.6	3	0.5
21-27	<i>Eucocconeis</i>	3	0.6	3	0.5
21-27	<i>Tetracyclus</i>	3	0.6	3	0.5
21-27	<i>Cymatopleura</i>	2	0.4	3	0.5
21-27	<i>Tabellaria</i>	2	0.4	3	0.5
21-27	<i>Rhopalodia</i>	2	0.4	3	0.5
21-27	<i>Hantzschia</i>	1	0.2	3	0.5
28-32	<i>Gyrosigma</i>	2	0.4	2	0.3
28-32	<i>Melosira</i>	2	0.4	2	0.3
28-32	<i>Stenopterobia</i>	2	0.4	2	0.3
28-32	<i>Cyclostephanos</i>	2	0.4	2	0.3
28-32	<i>Meridion</i>	1	0.2	2	0.3
33-45	<i>Anomoeoneis</i>	1	0.2	1	0.2
33-45	<i>Amphipectura</i>	1	0.2	1	0.2
33-45	<i>Asterionella</i>	1	0.2	1	0.2

Место рода	Род	Число видов		Число видов, разновидностей, форм	
		абс.	%	абс.	%
33-45	<i>Bacillaria</i>	1	0.2	1	0.2
33-45	<i>Berkeleya</i>	1	0.2	1	0.2
33-45	<i>Campylodiscus</i>	1	0.2	1	0.2
33-45	<i>Denticula</i>	1	0.2	1	0.2
33-45	<i>Didymosphenia</i>	1	0.2	1	0.2
33-45	<i>Hannaea</i>	1	0.2	1	0.2
33-45	<i>Opephora</i>	1	0.2	1	0.2
33-45	<i>Peronia</i>	1	0.2	1	0.2
33-45	<i>Rhizosolenia</i>	1	0.2	1	0.2
33-45	<i>Rhoicosphenia</i>	1	0.2	1	0.2
	Всего	502	100	622	100

нообразия комплекса диатомовых, и ведущие позиции трех первых семейств по числу таксонов рангом ниже рода сохраняются. Несущественные отличия заключаются в количестве таксонов семейств *Achnanthaceae* и *Fragilariaceae*.

В то же время для континентальных озер востока Большеземельской тундры не отмечены представители семейств *Thalassiosiraceae* и *Entomoneidaceae*. Первое семейство представлено отдельными видами в загрязняемых озерах Воркутинского промышленного района и приморской тундры, а ограниченно распространенный вид второго семейства найден нами в некоторых озерах других районов Большеземельской тундры.

Основа флоры из шести наиболее разнообразных родов также сохранилась в сравнении с первым этапом изучения региона (Стенина, 1978), однако *Cymbella*, *Nitzschia* и *Achnanthes* стали занимать более высокие позиции в родовом спектре. Это обусловлено расширением исследований непланктонных сообществ: фитобентоса и фитоперифитона – экологических группировок, которым уделялось изначально меньше внимания. Если сопоставить родовой спектр диатомовых водорослей рассматриваемого района и разнообразие родов, найденных ранее в Большеземельской тундре, то оказывается, что число видов в родах *Eunotia*, *Gomphonema*, *Stauroneis*, *Caloneis* возросло в результате более широкого охвата водоемов с различными экологическими условиями и альгоценозов.

Сравнительный анализ семейственных спектров выявленного состава диатомовых водорослей с разнообразием отдела в альгофлорах других северных регионов затруднен из-за недостаточной изученности в их водоемах непланктонных сообществ. Тем не менее можно отметить ряд моментов. Во-первых, во всех тундровых районах преобладает семейство *Naviculaceae* (табл. 5.2.3), однако это не является зональным признаком. Его лидирующая роль свойственна альгофлорам водоемов в разных природных зонах (Порк, 1967; Кухаренко, 1989; Мухтарова, 1991; Флора тундровой..., 1991; Догадина, Горбулин, 1994; Маринич, 1994; Михеева, 1999 и др.) и рассматривается как устойчивый признак для всей циркумбореальной области Северного полушария.

Таблица 5.2.3

**Спектры семейств диатомовых водорослей
в водоемах востока Большеземельской тундры и тундр Якутии
(Флора тундровой..., 1991)**

Семейство	Восток Большеземельской тундры			Якутия		
	Количество			Количество		
	родов	видов	внутри- видовых таксонов	родов	видов	внутри- видовых таксонов
<i>Naviculaceae</i>	11	190	225	10	102	165
<i>Cymbellaceae</i>	2	55	60	2	30	36
<i>Bacillariaceae</i>	3	46	61	2	24	32
<i>Achnanthaceae</i>	3	45	56	2	18	24
<i>Eunotiaceae</i>	2	42	50	1	28	38
<i>Fragilariaceae</i>	4	34	57	4	25	47
<i>Gomphonemataceae</i>	2	26	34	2	17	33
<i>Surirellaceae</i>	4	16	20	2	13	25
<i>Stephanodiscaceae</i>	3	15	15	3	6	9
<i>Epithemiaceae</i>	2	7	11	2	6	7
<i>Aulacoseiraceae</i>	1	9	11	1	5	12
<i>Tabellariaceae</i>	2	5	6	1	2	3
<i>Diatomaceae</i>	2	6	9	2	5	9
<i>Rhoicospheniaceae</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Rhopalodiaceae</i>	1	2	3	1	1	1
<i>Melosiraceae</i>	1	2	2	1	4	5
<i>Rhizosoleniaceae</i>	1	1	1	1	1	2
<i>Thalassiosiraceae</i>	0	0	0	1	2	2
Всего		502	622	40	290	451

В отношении остальных ведущих семейств установлено, что в озерах на востоке Большеземельской тундры первые шесть мест по числу видов занимают те же семейства (табл. 5.2.3), что и в тундровой зоне Якутии (Флора тундровой..., 1991; Разнообразие..., 2005). Однако по числу как видовых, так и внутривидовых таксонов семейство *Achnanthaceae* здесь значительно уступает семейству *Eunotiaceae*, которое занимает в структуре второе место по числу внутривидовых таксонов и третье – по числу видов. Более высокие позиции среди диатомовых водорослей тундр Якутии занимают по числу внутривидовых таксонов семейства *Fragilariaceae* и *Gomphonemetaceae*. Проведенный нами анализ списка водорослей водоемов и водотоков субарктической и арктической Канады (Sheath, Steinman, 1982) показал, что шесть ведущих семейств диатомовых – те же, что и в рассмотренных зонах тундры, хотя сем. *Fragilariaceae* занимает среди диатомовых водорослей этого региона третье место, а сем. *Nitzschiaceae* (*Bacillariaceae*) – шестое.

Сравнение родового спектра с данными по другим северным районам (Харитонов, 1981; Флора тундровой..., 1991; Sheath, Steinman, 1982) выявило следующие особенности. В арктических и субарктических тундрах Якутии первые три места по числу видов принадлежат родам *Navicula*, *Eunotia* и *Cymbella*, а по числу внутривидовых таксонов – *Navicula*, *Eunotia* и *Pinnularia*. *Nitzschia* не приводится в числе ведущих родов по разнообразию для тундровой зоны Якутии, хотя характеризуется как довольно разнообразный и включает 26 таксонов.

В бас. р. Анадырь первые три места по числу видов принадлежат родам *Navicula*, *Eunotia* и *Pinnularia*, а по богатству внутривидовых таксонов – *Pinnularia*, *Eunotia*, *Navicula*. Род *Nitzschia* по разнообразию им значительно уступает. В тундрах Канады (Sheath & Steinman, 1982) головная часть спектра состоит из тех же восьми родов, как и в Большеземельской тундре. Первые три места занимают по числу видов *Navicula*, *Cymbella*, *Pinnularia* и *Eunotia*, а по внутривидовым таксонам – первые три рода. Интересно, что в водоемах Мурманской области по видовому разнообразию первые три места занимают, как и в канадских тундрах, *Navicula*, *Cymbella*, *Eunotia* и *Pinnularia*, но в иной последовательности двух последних родов. Высокое положение рода *Nitzschia* и семейства *Nitzschiaceae* в таксономической структуре диатомовых водорослей исследованного нами региона может быть связано с детальным изучением бентических сообществ,

особенно в мезотрофных ледниковых озерах. Возможно, при более детальных исследованиях фитобентоса озер в высоких широтах будет установлено большее разнообразие состава этого рода, представители которого играют важную роль в альгофлоре и водорослевых сообществах, как это показано на примере водоемов Таймыра (Михайлов, 19766).

Необходимо отметить, что в приведенном нами систематическом списке слабо представлены виды родов *Cyclotella*, *Cymatopleura*, *Denticula*, *Gyrosigma*, *Surirella* и *Campylodiscus* в отличие от тундровой альгофлоры азиатской части России и Канады. Отсутствуют виды родов *Amphicampa*, *Mastogloia*, *Pleurosigma* и некоторые другие. Большинство этих видов предпочитают повышенную соленость водной среды и не находят условий для развития в маломинерализованных водах континентальных тундровых озер. В значительной мере эта разница обусловлена исследованиями большого количества различных типов стоячих водоемов и водотоков в указанных регионах. Существенное значение имеют также различное расположение исследуемых территорий, их геоморфологические особенности (горный характер некоторых районов), в ряде случаев близость моря и его влияние на повышение минерализации водной среды.

Несомненно, проведенное сравнение нужно признать относительным, учитывая неравномерное изучение водных экосистем северных территорий, недостаточность сведений о группировках фитоперифитона, фитобентоса и возможное неравноценное определение водорослей специалистами. Формирование таксономической структуры и позиции семейств и родов в озерах востока Большеземельской тундры обусловлено особенностями абиотических факторов: мелководностью большинства водоемов, низкой минерализацией, преимущественным развитием непланктонных сообществ, а также широким распространением мхов как субстрата для обитания мелких прикрепленных видов.

6. ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ФЛОРЫ

6.1. Экологический анализ

Для понимания особенностей флоры региона существенное значение в ее анализе имеет рассмотрение экологической структуры. Известно, что распространение отдельных видов и соответственно состав водорослей обусловлены не только историческими причинами, но и условиями среды обитания. В отношении водорослей последнее особенно важно, учитывая их быстрое расселение благодаря легкости распространения водоплавающими птицами, насекомыми и другими животными, а также переносу течениями и ветром. Многие диатомовые водоросли обитают повсюду. Однако для развития большинства из них оптимальными являются определенные условия солености, pH, температуры воды, содержания органических веществ, а также гидрологические особенности водоемов и другие факторы (Patrick, Reimer, 1966). Именно благодаря этим свойствам с давних времен диатомовые используются в биоиндикации, пионерные исследования в этой области были начаты Р. Патрик еще в 40-х гг. XX в. Основными, наиболее важными факторами, влияющими на состав диатомовых, являются минерализация и pH воды, а также содержание легкоокисляемых органических веществ. Менее изучена приуроченность диатомей к температурным, гидрологическим условиям (Барина и др., 2006), концентрации различных химических элементов и их соединений.

Принимая во внимание нередко случайный характер распространения водорослей, экологический анализ мы провели не только по видовому составу, но и с применением «взвешенного» метода. При этом учитывали как число таксонов, так и их суммарное обилие по экологическим группам. Этот способ был предложен G. Brander (Brander, 1937, по: Короткевич, 1960). Он позволяет снизить влияние единичных по обилию видов, специфичных по экологическим свойствам, на экологический спектр альгофлоры. Аналогичным методом является составление «спектра галобов» J.B. Peterson (Peterson, 1943, по: Прошкина-Лав-

ренко, 1953). Он заключается в учете состава видов и количества их индивидуумов (панцирей). Эти методы были рекомендованы для экологического анализа результатов (Диатомовый анализ, 1949; Диатомовые..., 1974), но их применение в исследованиях современных диатомовых ограничено (Короткевич, 1960; Давыдова, 1985; Комулайнен, 2004).

При характеристике экологической структуры учитывали предпочтение водорослями определенных местообитаний в водоеме и их отношение к основным факторам среды: pH, содержанию в воде солей и легкорастворимых органических соединений.

Экологические группы по отношению к местообитанию. Диатомовые водоросли в озерах востока Большеземельской тундры являются в основном типичными обитателями донных сообществ, почти половина состава (295 таксонов) представлена бентосными и литоральными видами, разновидностями и формами (табл. 6.1.1). Наиболее характерными видами этой группы являются литоральные – *Fragilaria pinnata* и донные – *Navicula cryptocephala*, *N. pseudoscutiformis*, *Neidium bisulcatum*, *Nitzschia palea* и *N. fonticola*. Виды родов *Pinnularia*, *Caloneis*, *Amphora* распространены широко, но обилие их в озерах неравноценно. Реже встречаются представители родов *Anomoeoneis*, *Cymatopleura*, *Diploneis*, *Frustulia*, *Gyrosigma*, *Hantzschia*, *Surirella* и *Tetracyclus*.

Второе место во флоре занимают эпифитные диатомеи. Эта группа включает 196 видов с разновидностями и формами, или

Таблица 6.1.1

**Соотношение групп по приуроченности к местообитанию
в составе и основном комплексе диатомовых водорослей**

Группа	Состав в целом				Виды с обилием 3-6 баллов			
	число таксонов		суммарное обилие		число таксонов		суммарное обилие	
	абс.	%	абс.	%	абс.	%	абс.	%
Планктонные	36	6.0	79	6.0	15	6.4	59	7.2
Донные	271	43.6	484	37.0	74	31.6	239	29.1
Литоральные	24	3.9	45	3.4	7	3.0	25	3.0
Эпифитные	196	31.5	425	32.6	85	36.3	288	35.1
Прочие	95	15.0	270	21.0	53	22.7	210	25.6
Всего	622	100	1303	100	234	100	821	100

треть состава. Наиболее часто встречаются *Achnanthes linearis*, *A. minutissima*, *Cymbella minuta*, *C. cistula*, *Epithemia adnata*, *Eunotia bilunaris* и *Gomphonema parvulum*. Относительно редки виды родов *Didymosphenia* и *Hannaea*, характерные для текучих вод и найденные лишь в водоемах, соединяющихся с рекой или в специфических местообитаниях прибойной литорали.

Истинно планктонные диатомовые представлены всего 36 таксонами. Они не отличаются частой встречаемостью и по-разному участвуют в формировании озерного фитопланктона. Представители родов *Aulacoseira* и *Asterionella* отмечены в водоемах чаще, чем виды родов *Cyclotella* и *Stephanodiscus*, и значение первых в сообществах выше, чем вторых. Среди диатомовых, для которых характерно обитание в двух и более экологических нишах, часто встречаются *Fragilaria construens*, *F. construens* f. *venter*, *F. vaucheriae* и *Tabellaria flocculosa*. Реже отмечены виды родов *Cyclostephanos*, *Diatoma*, *Melosira*, *Opephora*.

При учете суммарного обилия обнаруживается меньшее значение донных диатомей и большее значение эвритопных видов (табл. 6.1.1), но общий порядок значимости экологических групп сохраняется. Еще более точное представление об их роли дает анализ «ядра флоры» как совокупности таксонов с обилием 3-6 баллов, для которых условия развития оптимальны. На первое место с перевесом по обилию выходят эпифитные виды (табл. 6.1.1), чему способствует широкое распространение озер с зарослями зеленых и сфагновых мхов.

Экологические группы по отношению к содержанию солей в воде. Структура диатомовых водорослей по отношению к этому фактору характеризуется наибольшим разнообразием видов-индикаторов (табл. 6.1.2). Эта группа значительно преобладает, включая 370 таксонов, или более чем половину состава. Из них часто встречаются *Achnanthes lanceolata*, *A. laterostrata*, *Caloneis bacillum*, *C. silicula*, *Cocconeis placentula*, *Fragilaria construens*, *F. construens* f. *venter*, *F. vaucheriae*, *F. ulna*, *Navicula cryptocephala*, *N. minima*, *N. pseudoscutiformis*, *N. radiosa*, *Pinnularia interrupta*, *P. mesolepta* и некоторые другие виды.

Доля индикаторных диатомей с ограниченным оптимумом по этому фактору отличается: галофобы несколько преобладают по разнообразию над видами-галофилами и мезогалобами. Широко распространены такие представители этой группы, как *Achnanthes rossii*, *Cymbella gracilis*, *Eunotia bilunaris*, *E. minor*, *E. revoluta*, *E. sudetica*, *Navicula laevissima*, *Neidium bisulcatum*,

Таблица 6.1.2

**Соотношение групп галообности
в составе и основном комплексе диатомовых водорослей**

Группа	Состав в целом				Таксоны с обилием 3-6 баллов			
	число таксонов		суммарное обилие		число таксонов		суммарное обилие	
	абс.	%	абс.	%	абс.	%	абс.	%
Галофобная	120	19.3	262	20.0	46	19.7	167	20.3
Индифферентная	377	60.6	829	63.8	158	67.6	551	67.1
Галофильная	72	11.6	147	11.3	24	10.3	85	10.4
Мезогалообная	23	3.7	25	1.9	1	0.4	3	0.4
Данных нет	30	4.8	40	3.0	5	2.0	15	2.0
Всего	622	100	1303	100	234	100	821	100

Pinnularia maior, *Tabellaria flocculosa*. К группе галофилов относятся нередко встречающиеся виды: *Diatoma elongatum*, *Epithemia turgida*, *Navicula capitatoradiata*, *N. veneta*, *Nitzschia frustulum*, *N. microcephala*. Часто обнаруживаются и галофилы *Fragilaria pinnata*, *Navicula pupula*, *N. pseudolanceolata*, *N. rhynchocephala*, *Nitzschia frustulum* var. *perminuta*, но преимущественно с небольшим обилием. Относительно экологии этих видов данные противоречивы. Часть из них (*F. pinnata*, *N. pupula*, *N. rhynchocephala*, *N. frustulum* var. *perminuta*) некоторыми альгологами рассматривается как мезоэвригалинные виды-индифференты. По-видимому, *Fragilaria pinnata* и *Navicula rhynchocephala* являются видами с широким экологическим оптимумом, которые могут обитать в среде с низким и высоким уровнем содержания электролитов (Krammer, Lange-Bertalot, 1986, 1988). Очевидно, что экологические характеристики данных водорослей нуждаются в уточнении, учитывая условия их обитания в маломинерализованной воде обследованных водоемов (от 10 до 68 мг/дм³). Мезогалобы составляют 3% выявленных диатомей, в основном они встречаются редко, лишь *Navicula peregrina*, *Berkeleya rutilans* (оз. Амбарты) и *Gomphonema exiguum* (оз. Бол. Харбей) имеют оценки обилия 2-3 балла, остальные единичны. Присутствие их, особенно в фитобентосе, возможно, связано с наличием сквозных таликов, через которые поступают грунтовые воды более высокой минерализации, хотя нельзя исключить занос видов с приморских территорий. Примечательно, что в составе диатомовых водорослей бас. р. Анадырь выявлен такой же про-

цент мезогалобов, что объясняется близостью и влиянием морей (Харитонов, 1981).

Если при анализе соотношения экологических групп применить «взвешенный подход», то получается несколько иная картина. Последовательность расположения групп галобности в структуре флоры сохраняется, однако соотношение их изменяется. Доля индифферентных диатомовых водорослей с учетом их обилия становится еще больше, что естественно в условиях низкой минерализации и характерно также для других северных регионов. Доля галофобов увеличивается мало, а суммарное обилие галофилов и мезогалобов уменьшается на 2% вследствие того, что многие из них малочисленны. Преимущественно с низким обилием встречаются и диатомеи с неизвестными экологическими характеристиками. Более стабильна в этом отношении группа основных видов с обилием 3-6 баллов; среди них в соотношении групп галобности больших различий по числу таксонов и обилию нет. Среди 30 диатомей без экологических данных в основном редкие и ограниченно распространенные виды.

Экологические группы по отношению к pH. В исследованном озерном комплексе диатомовых водорослей индикаторная группа алкалифилов вместе с алкалибионтами составляет около половины (272 таксона, или 43.7%) из всех найденных таксонов (табл. 6.1.3), хотя разнообразие индифферентов и ацидофилов в совокупности несколько выше (291 таксон, или 46.8%). Преобладание первой группы и значительное количество индифферентных, в том числе так называемых циркумнейтральных диато-

Таблица 6.1.3

**Соотношение групп по отношению к pH
в составе и основном комплексе диатомовых водорослей**

Группа	Состав в целом				Таксоны с обилием 3-6 баллов			
	число таксонов		суммарное обилие		число таксонов		суммарное обилие	
	абс.	%	абс.	%	абс.	%	абс.	%
Ацидофилы	114	18.3	264	20.3	49	21.0	179	22.0
Индифференты	177	28.5	372	28.5	71	30.3	239	29.0
Алкалифилы	263	42.3	560	43.0	99	42.3	354	43.0
Алкалибионты	9	1.4	28	2.2	7	3.0	25	3.0
Нет данных	59	9.5	79	6.0	8	3.4	24	3.0
Всего	622	100	1303	100	234	100	821	100

меем обусловлено нейтральной или слабощелочной реакцией водной среды во многих озерах. Из алкалифилов наиболее часты *Achnanthes lanceolata*, *Caloneis silicula*, *Cocconeis placentula*, *Fragilaria construens*, *F. ulna*, *Gomphonema truncatum*, *Navicula bacillum*, *Pinnularia mesolepta*.

Разнообразие ацидофильных диатомей ниже, и их доля в 2.4 раза меньше по сравнению с предыдущей группой. С небольшим обилием, но высокой частотой встречаемости отмечены из этой экологической группы *Neidium bisulcatum*, *Achnanthes kryophila*, *A. subatomoides*, *A. suchlandtii*, *A. ventralis*, *Cymbella hebridica*, *Navicula jaernefeltii*, *Pinnularia hemiptera*, ряд представителей рода *Eunotia* и другие. Несколько более четвертой части состава приходится на индифференты. В уточнении приуроченности к условиям pH нуждаются 59 таксонов. При учете суммарного обилия последовательность значимости групп сохраняется. При этом доля ацидофильных диатомей увеличивается в большей степени, чем алкалифильных. Несущественной становится доля видов с неизвестной экологией ввиду преимущественно единичного обилия. Соотношение индикаторных групп среди таксонов с обилием 3-6 баллов практически равно по разнообразию и обилию.

Экологические группы по сапробности. Структура сапробиологических групп диатомей характеризуется следующим образом. Обитатели чистых и очень чистых вод – олигосапробы, ксеносапробы и промежуточные между ними группы – составляют более трети всего состава – 34% (табл. 6.1.4), так же, как в водоемах Якутии (Васильева, 1989).

По разнообразию в этом комплексе преобладают олигосапробы. Широко распространены в исследованных водоемах *Achnanthes borealis*, *A. subatomoides*, *A. sublaevis*, *A. suchlandtii*, *Cymbella hebridica*, *Eucocconeis onegensis*, *Gomphonema clavatum*, *Neidium affine*, некоторые виды из родов *Pinnularia*, *Eunotia*. К группе ксеносапробов относятся часто встречающиеся *Achnanthes rossii*, *Cymbella gracilis*, *Pinnularia gibba* и ряд представителей родов *Tabellaria* и *Eunotia*. Второе место занимают β-мезосапробы, индикаторы средней степени загрязнения вод легкоокисляемыми органическими веществами, активно участвующие в процессах самоочищения. В этой группе большое количество представителей родов *Amphora*, *Cocconeis*, *Cymbella*, *Epithemia*, *Fragilaria*, *Gomphonema*, *Navicula*, *Nitzschia*, *Stauroneis* и *Surirella*. На третьем месте толерантные диатомовые, которые одинаково хоро-

Таблица 6.1.4

**Соотношение сапробиологических групп
в составе и основных комплексах диатомовых водорослей**

Группа	Состав в целом				Таксоны с обилием 3-6 баллов			
	по разнообра- зию		по суммарному обилию		по разнообра- зию		по суммарному обилию	
	абс.	%	абс.	%	абс.	%	абс.	%
х	26	4.2	73	5.5	15	6.4	58	7.0
х-о, о-х	33	5.3	92	6.9	18	7.7	70	8.5
о	153	24.6	315	23.7	58	24.8	193	23.5
о-β, β-о	65	10.4	165	12.4	37	16.0	128	15.6
β	89	14.3	204	15.4	39	16.6	142	17.3
β-α, α-β, β-р	51	8.2	133	10.0	21	8.9	70	8.5
α	15	2.4	41	3.0	9	3.8	35	4.3
х-β, о-α	10	1.6	34	2.6	6	2.6	27	3.3
Нет данных	180	29.0	272	20.5	31	13.2	98	12.0
Всего	622	100	1329	100	234	100	821	100

шо развиваются как в чистых, так и загрязненных водах. Это группа довольно разнообразного состава, в которой присутствуют представители различных родов. К индикаторам высокой степени загрязнения относятся α-мезосапробы, β-мезо-полисапробы, α-мезо-полисапробы. Вместе с промежуточными группами β-α и α-β они занимают последнее место в структуре (10.6%). Из них нередко встречаются β-α-мезосапробы *Achnanthes lanceolata*, *Fragilaria vaucheriae*, *Amphora pediculus* и часто – β-мезо-полисапробы *Navicula minima* и *N. seminulum*. Значительная группа представителей (180, или 29%) не имеет характеристик принадлежности к той или иной сапробиологической группе. В основном это диатомеи, не достигающие высокого обилия.

Соотношение сапробиологических групп с учетом обилия также изменяется. Совокупность видов, характерных для чистых вод, составляет более трети и в суммарном обилии, немного превышая их долю по разнообразию. Несколько возрастает значение в суммарном обилии видов-индикаторов загрязнения и толерантных видов. По преобладанию видов-индикаторов чистых вод и толерантных представителей диатомовых можно сделать заключение об удовлетворительном состоянии исследованных озер.

6.2. Географический анализ

Распределение диатомовых водорослей зависит от климатической зональности, что ярко показано на примере фитопланктона морей (Диатомовые..., 1974), в отличие от континентальных водоемов, фитогеографическое районирование которых не разработано (Водоросли..., 1989). Сведения об ареалах многих пресноводных видов отсутствуют вследствие того, что многие территории Земного шара еще не изучены в альгологическом отношении. Тем не менее, для большинства диатомовых водорослей характеристики имеются, что позволяет рассмотреть сочетание в их составе биогеографических элементов. Более половины выявленных диатомовых составляют космополиты (табл. 6.2.1), что характерно для многих северных регионов. Космополитами являются представители различных родов за исключением *Operphora*, *Eucosconeis*, *Didymosphenia*, *Hannaea* и *Tetracylus*. Первый род включает бореальный, остальные – аркто-альпийские виды. К группе космополитов относятся многие вышеуказанные индифферентные и галофильные диатомеи, большинство из них – алкалифилы и индифференты по отношению к pH. Из планктонных видов чаще других встречаются *Asterionella formosa*, *Cyclotella rossii*, *Fragilaria acus*, *F. danica*; из литоральных и донных – *F. pinnata*, *Navicula cryptocephala*, *Nitzschia fonticola*, *N. microcephala*, *N. palea*, *Pinnularia interrupta*; из эпифитов – *Achnanthes minutissima*, *A. linearis*, *A. lanceolata*, *Cymbella cistula*, *C. minuta*, *Epithemia adnata*; из литорально-эпифитных – *Fragilaria construens* с внутривидовыми таксона-

Таблица 6.2.1

Соотношение биогеографических групп в составе и основном комплексе диатомовых водорослей

Группа	Состав в целом				Таксоны с обилием 3-6 баллов			
	по разно- образию		по суммарно- му обилию		по разнообразию		по суммарному обилию	
	абс.	%	абс.	%	абс.	%	абс.	%
Аркто-альпийская	134	21.5	296	22.7	54	23.1	193	23.5
Бореальная	149	24.0	271	20.8	43	18.4	140	17.1
Космополитная	326	52.4	720	55.3	135	57.7	428	58.7
Нет данных	13	2.1	16	1.2	2	0.8	6	0.7
Всего	622	100	1329	100	234	100	821	100

ми, *F. vaucheriae*, *F. ulna*, *Eunotia bilunaris* var. *mucophila* и ряд других. Значительно реже космополитами являются галофобы и ацидофилы. Это таксоны из родов *Anomoeoneis*, *Eunotia*, *Pinnularia*, *Stenopterobia* и единичные представители родов *Cymbella*, *Gomphonema*, *Navicula*, *Neidium*. Широко распространены в водоемах *Eunotia exigua*, *E. bilunaris* и *E. minor*.

Второе место принадлежит бореальным диатомовым, характерным для водоемов умеренных широт. В озерах региона им принадлежит почти четвертая часть состава диатомовых (табл. 6.2.1). Диатомеи этой группы в основном индифференты (по отношению к солености воды) и алкалифилы, единичные водоросли относятся к другим экологическим группам. Обычные виды этой группы в фитобентосе – *Navicula radiosa*, *Neidium bisulcatum* и в перифитоне – *Cymbella lanceolata*, *C. sinuata*. Часто встречаются планктонный вид *Tabellaria fenestrata* и донно-планктонный *Aulacoseira distans*, а также обитатели дна и обрастаний *Nitzschia frustulum* var. *perminuta*, *Achnanthes peragalli* и *Epithemia turgida*.

Большое значение в структуре флоры региона вследствие его высокоширотности имеет положение группы аркто-альпийских диатомей, распространение и оптимальное развитие которых характерно для северных и горных районов. По разнообразию она незначительно уступает бореальному комплексу. Высокой встречаемостью среди аркто-альпийских видов характеризуются преимущественно ацидофилы, реже – индифференты, и лишь единицы являются алкалифилами. По отношению к солености диатомеи этой группы – в основном галофобы и индифференты, галофилы среди них отсутствуют. Широко распространены с разной степенью обилия аркто-альпийские виды непланктонных группировок *Achnanthes kryophila*, *A. laterostrata*, *A. subatomoides*, *A. suchlandtii*, *Cymbella gracilis*, *Fristulia crassinervia*, *Navicula pseudoscutiformis* и *Tabellaria flocculosa*. Массового развития в ряде водоемов достигают планктонные виды *Aulacoseira islandica* и *A. subarctica*.

Более показательным критерием по сравнению с разнообразием является степень развития водорослей. Суммарное обилие аркто-альпийских видов несколько превышает таковое бореальных. Если учесть, что «космополиты не являются биогеографическими индикаторами» (Прошкина-Лавренко, 1963), то очевидно, что условия развития в регионе благоприятнее для представителей первой группы. Еще отчетливее это проявляется в соотношении географических элементов среди комплекса основных

видов (табл. 6.2.1). Видно, что значение аркто-альпийских диатомей в формировании сообществ по сравнению с бореальным комплексом выше как по разнообразию, так и обилию. К сожалению, не все таксоны имеют характеристики, позволяющие отнести их к той или иной группе. Неизвестна географическая приуроченность 13 диатомей. Отсутствие эколого-географических характеристик для многих видов объясняется их редкой встречаемостью и малым обилием.

Наряду с широко распространенными диатомеями во флоре озер востока Большеземельской тундры выявлено большое количество редких видов, разновидностей и форм. Проблема «редкости» видов остается пока неразрешенной в альгологии вследствие как неравномерной изученности по регионам, так и отсутствия четких критериев понятия «редкий вид». Информация о приоритетных соэкологических признаках видов и уровне их географического распределения все еще недостаточна (Кондратьева, 2004). По аналогии с подходом, принятым для сосудистых растений (Толмачев, 1974), к категории редких относим водоросли, представленные ограниченным числом особей, иногда приуроченные к специфическим, редко повторяющимся в изучаемом районе местообитаниям.

По данным отечественных определителей (Диатомовый анализ..., 1950; Определитель..., 1951), 85 видов с разновидностями из найденных нами характеризуются в определителях как редкие и очень редкие, кроме того, 149 таксонов приводятся лишь для отдельных водоемов или районов. Причиной этого являлась слабая изученность в то время пресноводных диатомовых высокоширотных регионов.

В настоящей работе к редким видам мы относим те диатомовые, сведения о которых содержатся в одной-пяти публикациях по данным сводных указателей (Водоросли..., 1971, 1983), таких насчитывается 90 таксонов, большей частью они относятся к роду *Navicula* (34 таксона). В эту группу входят с оценкой обилия 3 балла *Navicula ignota* var. *palustris*, *N. lapidosa*, *N. pupula* var. *mutata*, *N. vitabunda*, а также *Achnanthes kryophila*, *A. laterostrata*, *A. levanderi*, *A. pinnata*, *Eucocconeis poretzkyi*, *Eunotia microcephala*, *Peronia fibula*, *Stenopterobia capitata*. Реже встречаются (обилие 2 балла) *Achnanthes atacamae*, *Cyclotella comensis*, *Eunotia polydentula*, *F. pinnata* var. *intercedens*, *Diploneis subovalis*, *N. clementis* и ряд видов с обилием 1 балл. Среди последних отметим *F. montana*, *Navicula aboensis*, *N. gallica*, *N. lesmonensis*,

Neidium hercynicum, *Pinnularia pulchra*, *Stauroneis agrestis*, *Suriella splendida*, *Stenopterobia delicatissima*. Редким видом является и *Neidium hitchcockii*. По последним данным он распространен довольно широко, но встречается все-таки единичными клетками и не образует заметных популяций. Кроме того, редкими считаем 43 таксона, которые не были обнаружены на территории бывшего СССР ко времени выпуска определителей и сводных указателей (Водоросли..., 1971, 1983), и сведения о них появились лишь в более поздних единичных работах.

Данные о распространении на территории России 10 таксонов нами в литературе не найдены. Это *Navicula fennica*, *N. glomus*, *N. gysingensis*, *N. impexa*, *N. pupula* var. *pseudopupula* f. *rostrata*, *N. submolesta*, *Stauroneis phoenicenteron* f. *alaskana*, *Neidium bergii*, *N. hercynicum* f. *subrostratum* и *Cymbella helmckei*. Пять видов (*Caloneis hyalina*, *N. declivis*, *N. invicta*, *N. minusculoides*, *N. schmassmannii*) и одна разновидность (*Navicula arvensis* var. *major*) приводятся для ископаемой флоры Сибири и европейского Северо-Востока (Диаомовые..., 1974; Лосева и др., 2004).

В составе выявленных диатомовых водорослей есть виды, которые вошли в «Rote liste» – красный список водорослей Германии (Lange-Bertalot, Steindorf, 1996) и охарактеризованы как очень редкие (R = extrem selten). Одни из них малочисленные – *Cocconeis neodiminuta*, *Navicula constans*, *Neidium hercynicum*, *Pinnularia karelica* (оценка обилия по 1 баллу), *Achnanthes dispar*, *Gomphonema duplipunctatum*, *Stauroneis prominula*, *Surirella gracilis* (по 2), другие встречаются с заметным обилием – *Cymbella reinhardtii*, *Fragilaria pinnata* var. *trigona* (оценка обилия по 3 балла).

Многие из очень редких или подвергающихся опасности исчезновения (endangered) диатомей (Lange-Bertalot, Steindorf, 1996) обитают в олиготрофных или дистрофных условиях. Единственный путь к их спасению – сохранение водных местообитаний с низким трофическим уровнем. Ограниченное распространение характерно для целого комплекса выявленных в Большеземельской тундре видов и разновидностей вследствие их экологической приуроченности. Заметного и даже значительного обилия могут достигать *Frustulia crassinervia*, *Navicula bryophila* (оценки обилия по 6 баллов), *Navicula leptostriata* (4 балла), *A. marginulata*, *A. pinnata*, *Eunotia microcephala*, *Fragilaria pinnata* var. *trigona*, *Navicula ignota* var. *palustris*, *N. lapidosa*, *Peronia*

fibula, *Stenopterobia capitata* (по 3 балла) и некоторые другие. Перечисленные диатомовые относятся преимущественно к группам ацидофильных и галофобных видов. Часть из них входит и в красный список редких водорослей Германии.

Однако локальное распространение некоторых алкалифильных, галофильных или индифферентных диатомей не всегда можно объяснить влиянием факторов солености и pH. Это относится, например, к *Achnanthes laterostrata*, *Fragilaria pinnata* var. *trigona*, *Achnanthes pinnata*, *Eucocconeis poretzkyi*. По-видимому, в таких случаях большее значение имеют низкие температуры, случайный занос видов и, возможно, происхождение водоемов. К древним холодолюбивым видам отнесены, например, *Eucocconeis onegensis*, *Cymatopleura elliptica*, *Opephora martyi*, *Didymosphenia geminata* (Давыдова, 1975). Такие виды могли сохраниться и в послеледниковое время, будучи обитателями относительно крупных глубоких озер, котловина которых образовалась в дочетвертичный период.

Эндемичные виды, местонахождение которых ограничено одним-двумя водоемами (Арнольди, 1925), в озерах востока Большеземельской тундры не выявлены. Экосистемы региона имеют в основном недавнее происхождение, так как после ледникового периода заселение водоемов шло за счет генофонда близлежащих территорий. Небольшая доля арктических видов (26%), на примере рыб в пресноводных экосистемах Арктики, и очень низкий эндемизм объясняется как молодостью фауны, так и незавершенностью процессов видообразования (Решетников, 2000). Возможно, эндемичные виды будут найдены в неисследованном еще фитобентосе глубоких озер Вашуткинской системы.

Наряду с указанными группами редких видов найдены диатомеи, которые по экологическим характеристикам не свойственны континентальным тундровым водоемам, но широко распространены и могут достигать высокого обилия в других районах или морях. К ним относятся, например, *Achnanthes taeniata*, *Bacillaria paxillifer*, *Berkeleya rutilans*, *Diploneis pseudovalis*, *Fragilaria pulchella*, *F. tabulata*, *Gomphonema exiguum*, *Navicula gregaria*, *N. phyllepta*, *N. peregrina*, *Nitzschia clausii*, *N. closterium*, *N. nana*, *N. sigma* и другие. Перечисленные виды являются мезогалолами и имеют ограниченное распространение преимущественно в ледниковых озерах, где в придонных слоях могут существовать талики. Некоторые из этих видов встречаются в прибрежье Соловецких островов Белого моря, Баренцевом и других

морях (Короткевич, 1960; Караева, 1972; Гогорев, 2004 и др.). Не исключен занос этих видов птицами из прибрежных районов Баренцева моря. В то же время часть таких видов могла сохраниться в глубоких ледниковых озерах. В ископаемом состоянии на северо-востоке европейской части России отмечены *Fragilaria tabulata*, *Diploneis pseudovalis*, *Navicula gregaria*, *N. phyllepta*, *N. peregrina*, *Nitzschia sigma* (Лосева и др., 2004).

Проведенный нами сравнительный анализ соотношения экологических и биогеографических групп по обобщенному нами списку современных диатомей тундровых водоемов Кольского полуострова (Порецкий и др., 1934; Видовой состав..., 1935; Летанская, 1974; Никулина, 1975; Покровская, 1962; Шаров, 2004) показал сходство экологической структуры. Основную часть водорослей в этом регионе также составляют обитатели дна (40.5%) и обрастаний (28.6%), хотя в совокупности их доля меньше, чем в озерах востока Большеземельской тундры. Преобладание по разнообразию бентосных видов и незначительная доля планктонных характерны для субарктических и арктических водоемов (Харитонов, 1981; Michelutti et al., 2007) вследствие мелководности большинства из них. При почти одинаковом количестве таксонов истинных планктеров их доля в два раза больше в озерах Кольского п-ова, что объясняется слабой изученностью непланктонных группировок.

В водоемах Кольского п-ова, как и в озерах Большеземельской тундры, по отношению к солености воды также преобладают индифференты (68.7%), второстепенное значение имеют галофобы (19.3%) и небольшую роль в разнообразии играют группы видов, предпочитающих повышенное содержание солей в воде (в сумме 10%). Проявляется сходство структуры сравниваемых комплексов диатомовых по отношению к кислотности водной среды: алкалифилы в водоемах Кольского п-ова составляют 49.0%, индифференты – 28.2%, ацидофилы – 18.5%. В озерах центральной части Большеземельской тундры основу разнообразия, по нашим данным, также составляют алкалифилы (Степина, 1994), а в водоемах бас. р. Анадырь – индифференты (Харитонов, 1981).

Распределение биогеографических групп диатомей в озерах Кольского п-ова и востока Большеземельской тундры идентично. При этом аркто-альпийские виды представлены в регионах почти в равной доле; в водоемах Кольского п-ова они составляют 20.8, в исследованных озерах – 21.5%. Сходство структуры

комплексов диатомовых водорослей этих северных регионов обусловлено зональными особенностями физико-химических свойств водной среды и климатическими условиями тундровой зоны.

Эколого-географический анализ подтверждает, что состав диатомовых водорослей в континентальных тундровых водоемах определяется совокупностью всех экологических условий, а не только температурных (Диатомовые..., 1974). Тем не менее, присутствие в озерах ряда видов можно объяснить лишь историческими причинами (Williams, 2004). Сведения о распространении тех или иных таксонов, и особенно редких диатомей, изменяются по мере исследования водорослей различных регионов. Задача изучения географических границ расселения отдельных видов (Арнольди, 1925) по-прежнему актуальна.

7. НЕОДНОРОДНОСТЬ РАЗНООБРАЗИЯ И СТРУКТУРЫ КОМПЛЕКСОВ ДИАТОМОВЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ

7.1. Особенности состава и структуры диатомовых в озерах разного типа

Выявленное таксономическое богатство и разнообразие, а также таксономическая и экологическая структуры диатомовых комплексов неравноценны в различных по происхождению озерах. Ледниковые озера наиболее богаты диатомовыми (табл. 7.1.1). Максимальное число таксонов разного ранга определено для относительно глубокого оз. Амбарты с заливами, различными грунтами и хорошо развитой водной растительностью. Менее разнообразна эта группа водорослей в относительно глубоких, но морфометрически простых озерах. Термокарстовые водоемы значительно беднее по составу диатомовых, особенно по количеству родов и видов. При этом большее разнообразие характерно для озера возвышенных участков рельефа с илистыми грунтами

Таблица 7.1.1

Таксономическое богатство и разнообразие диатомовых водорослей в разных типах озера восточной Большеземельской тундры

Показатель	Озера		
	Ледниковые (7)	Термокарстовые (17)	Пойменные (4)
Число семейств	11-16	8-14	8-13
родов	24-38	13-24	12-27
видов	109-340	31-86	29-73
внутривидовых таксонов	117-417	33-126	30-84
Пропорции род/семейство	1.9-2.5	1.4-2.0	1.3-2.1
вид/семейство	8.4-22.6	3.4-8.6	3.2-5.9
вид/род	4.0-9.0	2.2-4.6	2.3-3.8
разновидности, формы/вид	1.1-1.2	1.0-1.2	1.0-1.2

Примечание. В скобках – количество водоемов, использованных для анализа.

и моховыми разрастаниями. В сфагновых заболоченных озерах диатомовых меньше всего.

Есть разница и в таксономическом разнообразии, о чем свидетельствует соотношение таксонов. Относительно стабилен показатель насыщенности семейств родами в термокарстовых и пойменных водоемах, в ледниковых озерах его значение несколько больше. Насыщенность родов и семейств видами намного выше в ледниковых озерах, чем в термокарстовых и пойменных. Внутривидовое разнообразие практически не отличается в разных типах водоемов.

В ледниковых озерах главные места в родовых спектрах при разном соотношении занимают роды *Navicula*, *Nitzschia*, *Achnanthes*, *Fragilaria* и *Cymbella*. Для большинства термокарстовых водоемов характерно преобладание по разнообразию рода *Eunotia*; кроме того, в головную часть спектра входят также с разной степенью значимости *Achnanthes*, *Cymbella*, *Fragilaria*, *Gomphonema*, *Nitzschia*, *Navicula*, *Pinnularia*. Род *Navicula* в отдельных термокарстовых озерах занимает первое место. В заболоченных сфагновых озерах исключительное значение имеет один род – *Eunotia*.

Экологическая структура, особенно соотношение индикаторных групп, также различается. Большинство термокарстовых и пойменных водоемов характеризуется преобладанием (без учета индифферентных видов) галофобных диатомей, их доля в этом случае составляет от 15 до 68%, в единичных озерах на илистых грунтах они присутствуют в равных количествах с галофилами. Доля этих двух групп при почти равном соотношении в ледниковых озерах колеблется в пределах 13-17%; некоторые из них выделяются преобладанием галофилов (Амбарты, Няньты), другие – галофобов (Проточное). Среди индикаторных диатомей по отношению к рН ацидофильная группа наиболее разнообразна в термокарстовых заболоченных озерах, где она преобладает по количеству таксонов (42-64%). Ледниковые озера отличаются значительно большей долей алкалофильных таксонов (41-60%), которая превышает при этом количество всех других групп.

Сравнение видового, или структурного, разнообразия диатомовых комплексов, включающее информацию об относительном обилии видов в озерах разного типа, проведено по фитоперифитону – экологической группировке, имеющейся во всех водоемах. Для анализа не использованы пойменные озера из-за недостаточности данных по процентному соотношению видов. Как

видно из табл. 7.1.2, интервалы значений индексов в определенной степени перекрываются, что свидетельствует о частичном сходстве структурного разнообразия прикрепленных сообществ. Минимальные значения индекса Шеннона характерны для фитоперифитона термокарстовых озер с олиго- и монодоминантным составом видов преимущественно из рода *Eunotia* и *Tabellaria*, которые могут развиваться в массе при условиях повышенной кислотности и цветности воды. Показатели эквивалентности соответствуют пределам колебания индекса Шеннона. Структурное разнообразие тем меньше, чем ниже выравнированность участия видов в формировании сообществ перифитона в водоемах.

Таблица 7.1.2

**Индексы видового разнообразия диатомовых
в фитоперифитоне озер востока Большеземельской тундры**

Показатель	Озера	
	Ледниковые	Термокарстовые
Индекс Шеннона	1.51-4.08	0.73-4.32
Эквивалентность	0.73-0.84	0.45-0.82
Индекс доминирования Бергера-Паркера	1.2-10.0	1.0-7.1

Наиболее равномерное развитие диатомовых водорослей и пониженная степень доминирования видов наблюдается в фитоперифитоне преимущественно ледниковых озер, на что указывает максимальное значение индекса Бергера-Паркера. В единичных случаях (обрастания некоторых субстратов, действие локальных условий) его величина снижается.

7.2. Особенности диатомовых комплексов в озерах разных районов

Сравнение диатомовых водорослей разных районов исследованного региона выявило черты сходства и различия ряда характеризующих их основных параметров. Поскольку бассейны верхнего течения рек Кары и Усы территориально очень близки, в анализе они рассматриваются вместе как тундровый район предгорного участка Полярного Урала. Вашуткины и Падимейские озера в анализ не включены из-за слабой изученности их альгофлоры.

Флористическое богатство и таксономическая структура. В озерах бас. р. Коротаиха выявлено наибольшее разнообразие

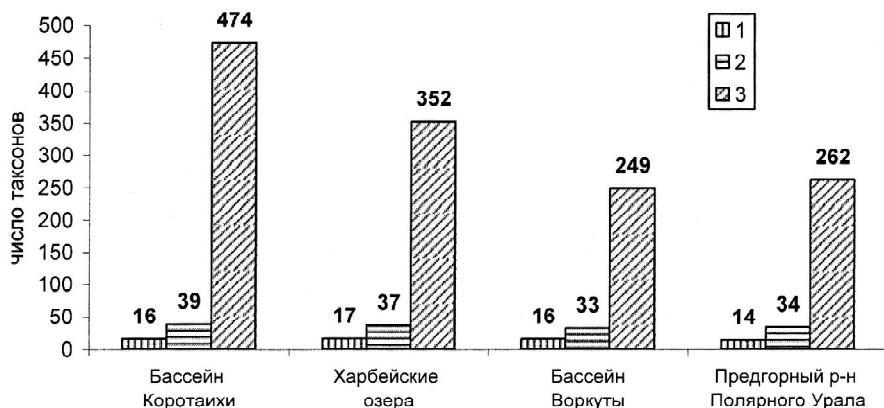


Рис. 7.2.1. Разнообразие диатомовых водорослей в озерах разных районов восточной части Большеземельской тундры. По вертикали – число таксонов: 1 – семейств, 2 – родов, 3 – видов с разновидностями и формами.

диатомовых водорослей. При практически равном количестве семейств в большинстве районов (рис. 7.2.1) здесь найдено больше родов и видов с разновидностями и формами. В результате флористическое богатство комплекса диатомовых в озерах бас. р. Коротаиха составляет существенную часть (76%) всех выявленных представителей этой группы. Менее богат таксонами разного ранга их состав в водоемах остальных районов, в частности, предгорьев Полярного Урала и бас. р. Воркута. Разница в разнообразии частично объясняется тем, что в бас. Коротаихи более распространены ледниковые озера, которые вносят весомый вклад в богатство флоры.

Сравнение альгофлор исследованных районов по видовому составу диатомовых показало степень сходства, в основном близкую к среднему значению (табл. 7.2.1). Наибольшая его величина ($K = 0.68$) отмечена для озер бас. р. Коротаиха и Харбейской системы. Далее, к северо-востоку, сходство диатомей первой группы водоемов с таковым в озерах остальных районов снижается. Особенно отличаются диатомовые комплексы в озерах бас. р. Коротаиха и предгорных озерах Полярного Урала ($K = 0.41$).

Сходство и различие диатомовых комплексов проявляется и в особенностях таксономической структуры. Общей чертой является преобладание семейства *Naviculaceae* во всех районах (табл. 7.2.2). При этом число входящих в него таксонов рангом ниже рода уменьшается от бас. Коротаихи до предгорного райо-

Таблица 7.2.1

**Коэффициенты сходства озер разных районов
по составу диатомовых водорослей
(над диагональю – значения коэффициента,
под ней – число общих таксонов)**

Район	Бассейн Кортаихи	Харбейская система	Бассейн Воркуты	Бассейн Усы	Бассейн Кары
Бассейн Кортаихи	–	0.68	0.51	0.46	0.41
Харбейская система	277	–	0.57	0.55	0.50
Бассейн Воркуты	184	171	–	0.56	0.57
Бассейн Усы	154	150	126	–	0.52
Бассейн Кары	129	126	116	93	–

на Полярного Урала, но доля их практически не изменяется (от 35 до 34%), что свидетельствует о высокой приспособленности представителей семейства. Другие ведущие семейства – *Bacillariaceae*, *Cymbellaceae*, *Fragilariaceae*, *Achnanthaceae*, *Eunotiaceae* и *Gomphonemataceae*, каждое из которых включает не менее 5% видового состава, – представлены в диатомовых комплексах районов по-разному.

В бас. р. Кортаиха второе место занимает сем. *Bacillariaceae*, третье – *Cymbellaceae*. Кроме основных вышеперечисленных семейств по 10 и более видов содержат также семейства *Epithemiaceae*, *Stephanodiscaceae* и *Surirellaceae*. В Харбейских озерах на втором-третьем местах находятся семейства *Fragilariaceae* и *Achnanthaceae*, 10 таксонов включает также сем. *Surirellaceae*. Водоемы бас. р. Воркута сходны с Харбейскими озерами по структуре диатомовых комплексов, но отличаются тем, что на второе место здесь выходит сем. *Eunotiaceae*. Такое же положение занимает оно и в структуре флоры в водоемах предгорного района Полярного Урала; при этом на третьем месте находится сем. *Cymbellaceae*, и почти столько же таксонов включают семейства *Fragilariaceae* и *Achnanthaceae*.

В трех семействах богатство таксонов существенно изменяется по районам. От бас. Кортаихи к предгорному району значительно уменьшается разнообразие сем. *Bacillariaceae* (табл. 7.2.2), но существенно увеличивается число таксонов в семей-

Таблица 7.2.2

**Таксономическое богатство семейств диатомовых водорослей
в озерах разных районов востока Большеземельской тундры**

Семейство	Район востока Большеземельской тундры				Всего
	I	II	III	IV	
<i>Naviculaceae</i>	165/1	124/1	82/1	89/1	225
<i>Bacillariaceae</i>	57/2	31/4	22/4	18/5	61
<i>Cymbellaceae</i>	53/3	29/6	21/5	25/3	60
<i>Fragilariaceae</i>	45/5	38/2	23/3	24/4	57
<i>Achnanthaceae</i>	49/4	34/3	23/3	24/4	56
<i>Eunotiaceae</i>	28/6	30/5	33/2	32/2	50
<i>Gomphonemataceae</i>	27/7	20/7	21/5	17/6	34
<i>Surirellaceae</i>	10/9	10/8	4	11/7	20
<i>Stephanodiscaceae</i>	11/8	8	2	2	15
<i>Aulacoseiraceae</i>	7	9	2	4	11
<i>Epithemiaceae</i>	10/10	6	3	4	11
<i>Diatomaceae</i>	3	4	8	6	9
<i>Tabellariaceae</i>	4	5	2	5	6
<i>Rhopalodiaceae</i>	3	1	1	1	3
<i>Melosiraceae</i>	1	1	1	—	2
<i>Rhizosoleniaceae</i>	—	1	—	—	1
<i>Rhoicospheniaceae</i>	1	1	1	—	1
Всего	474	352	249	262	622

Примечание. Здесь и в табл. 7.2.3: I – бас. Кортаихи, II – Харбейские озера, III – бас. Воркуты, IV – предгорный район Полярного Урала; числитель – число таксонов, знаменатель – ранг семейства.

стве *Eunotiaceae*. Аналогично изменяются и их пропорции в таксономической структуре. Доля *Bacillariaceae* уменьшается до 7%, тогда как в озерах бас. Кортаихи она равна 12%. В то же время в предгорном районе Полярного Урала доля *Eunotiaceae* возрастает с 6 до 12%. Разница в пропорциях остальных семейств составляет не более 3%. Среди них значительно беднее в озерах предгорного района и прилегающего к нему бас. Воркуты семейства *Stephanodiscaceae*, *Epithemiaceae* и *Surirellaceae*. Различается таксономическая структура и на уровне родов (табл. 7.2.3). В родовом спектре главенствующее положение во всех районах занимает род *Navicula*, что характерно практически для любых ненарушенных антропогенным воздействием альгофлор. Положение остальных родов различно.

Таблица 7.2.3

**Распределение таксономического богатства родов диатомовых
в озерах разных районов востока Большеземельской тундры**

Род	Районы востока Большеземельской тундры				Всего
	I	II	III	IV	
<i>Navicula</i>	87/1	64/1	40/1	40/1	123
<i>Nitzschia</i>	53/2	30/3	21/4	17/6	57
<i>Cymbella</i>	48/3	26/5	18/6	23/3	55
<i>Fragilaria</i>	43/4	35/2	23/3	22/4	54
<i>Eunotia</i>	28/7	30/3	32/2	32/2	49
<i>Achnanthes</i>	41/5	29/4	19/5	19/5	47
<i>Pinnularia</i>	31/6	30/3	17/7	23/3	43
<i>Gomphonema</i>	26/8	19/6	21/4	16/7	33
<i>Neidium</i>	11/10	8	8	8	15
<i>Surirella</i>	9	10/7	3	7	14
<i>Stauroneis</i>	13/9	6	5	6	14
<i>Caloneis</i>	9	5	4	4	11
<i>Aulacoseira</i>	7	9	2	4	11
<i>Diploneis</i>	6	7	2	3	10
<i>Cyclotella</i>	7	4	1	1	10
<i>Epithemia</i>	9	6	3	4	10
<i>Diatoma</i>	2	3	7	4	7
<i>Cocconeis</i>	5	3	3	2	6
<i>Amphora</i>	5	3	3	2	5
<i>Frustulia</i>	4	1	3	3	4
<i>Stephanodiscus</i>	2	3	1	1	3
<i>Eucocconeis</i>	3	2	1	3	3
<i>Tetracyclus</i>	2	2	—	3	3
<i>Tabellaria</i>	2	3	2	2	3
<i>Rhopalodia</i>	3	1	1	1	3
<i>Rhoicosphenia</i>	1	1	1	—	1
<i>Cymatopleura</i>	1	—	—	3	3
<i>Hantzschia</i>	3	1	1	1	3
<i>Melosira</i>	1	1	1	—	2
<i>Asterionella</i>	1	1	—	—	1
<i>Gyrosigma</i>	2	2	—	1	2
<i>Meridion</i>	1	1	1	2	2
<i>Cyclostephanos</i>	2	1	—	—	2
<i>Stenopterobia</i>	—	—	1	1	2
<i>Rhizosolenia</i>	—	1	—	—	1

Род	Районы востока Большеземельской тундры				Всего
	I	II	III	IV	
<i>Operphora</i>	1	1	–	1	1
<i>Hannaea</i>	–	1	–	1	1
<i>Anomoeoneis</i>	–	–	1	1	1
<i>Amphipleura</i>	1	1	1	–	1
<i>Berkeleya</i>	1	–	1	–	1
<i>Peronia</i>	–	–	1	–	1
<i>Didymosphenia</i>	1	1	–	1	1
<i>Denticula</i>	1	–	–	–	1
<i>Bacillaria</i>	1	–	–	–	1

Примечание. Числитель – число таксонов, знаменатель – ранг рода.

Второе место в озерах бас. Коротаихи занимает род *Nitzschia*, в Харбейских озерах – *Fragilaria*, а в озерах предгорного района и близких к нему территорий (бассейны Воркуты, Кары, Усы) – *Eunotia*; выше в них и доля рода *Pinnularia*. Виды двух последних родов характерны для водоемов заболоченных ландшафтов.

Кроме того, в озерах бас. Коротаихи значительно разнообразнее роды *Cymbella*, *Achnanthes*, *Cyclotella*, а также выше положение *Nitzschia* и некоторых других родов. Таким образом, последовательность положения семейств и родов в таксономической структуре диатомовых комплексов разных районов различна.

Экологическая структура. Таксономическая неоднородность диатомовых комплексов в озерах тесно связана с экологической структурой. Сходство районов проявляется в преобладании индифферентных видов по отношению к содержанию солей в воде (табл. 7.2.4). При этом в бас. р. Коротаиха второе место по разнообразию занимают представители, относящиеся к группе галофилов и мезогалобов. Однако большинство их малочисленно, поэтому по сумме баллов (табл. 7.2.5) они имеют почти такое же значение, как галофобы, уступающие им по числу таксонов.

В остальных районах на втором месте находятся галофобы как по числу таксонов, так и суммарному обилию. Различия состава диатомовых по районам проявляются в соотношении индикаторных групп галобности. От бас. р. Коротаиха к предгорьям Полярного Урала уменьшается число таксонов индиф-

Таблица 7.2.4

**Соотношение экологических и биогеографических групп диатомовых
в исследованных районах по числу таксонов**

Группа	Бассейн Коротаихи		Харбейская система		Бассейн Воркуты		Предгорный район Полярного Урала	
	абс.	%	абс.	%	абс.	%	абс.	%
Экологические группы по галобности								
i	310	65.4	234	66.5	143	57.4	159	60.7
hb	68	14.3	63	17.9	65	26.1	72	27.5
hl + mh	78	16.5	43	12.2	31	12.5	23	8.8
Нет данных	18	3.8	12	3.4	10	4.0	8	3.0
По отношению к рН								
al + alb	227	47.9	160	45.4	116	46.6	109	41.6
i	147	31.0	108	30.7	62	24.9	67	25.6
ас	65	13.7	64	18.2	63	25.3	70	26.7
Нет данных	35	7.4	20	5.7	8	3.2	16	6.1
По типам ареалов								
c	258	54.4	196	55.7	147	59.0	136	51.9
b	115	24.3	84	23.9	42	16.9	53	20.2
aa	94	19.8	68	19.3	59	23.7	71	27.1
Нет данных	7	1.5	4	1.1	1	0.4	2	0.8

Примечание. Здесь и в табл. 7.2.5: i – индифференты, hb – галофобы, hl – галофилы, mh – мезогалофы, al – алкалифилы, alb – алкалибионты, ac – ацидофилы, c – космополиты, b – бореальные, aa – аркто-альпийские виды.

ферентной и галофильной и увеличивается разнообразие галофобной групп (рис. 7.2.2). Доля видов-галофобов особенно возрастает в озерах бассейнов рек Воркута и Уса.

Пропорции индикаторных групп по отношению к рН во флорах районов также различны. На фоне преобладания алкалифильных видов доля ацидофилов в тундровых водоемах предгорной части Полярного Урала выше (табл. 7.2.5, рис. 7.2.3), чем в Харбейских озерах и бас. Коротаихи. В то же время в водоемах последнего района значительно выше разнообразие и доля алкалифилов.

Основными причинами различия разнообразия, таксономической и экологической структур озерных комплексов диатомовых водорослей в разных районах являются условия среды обитания, определяемые их расположением в пределах Большезе-

Таблица 7.2.5

**Соотношение экологических и географических групп диатомовых
в исследованных районах с учетом суммарного обилия**

Группа	Бассейн Кортаихи		Харбейская система		Бассейн Воркуты		Предгорный район Полярного Урала	
	сумма баллов	%	сумма баллов	%	сумма баллов	%	сумма баллов	%
Экологические группы по галобности								
i	615	69.0	483	69.5	324	60.5	357	62.2
hb	122	13.7	120	17.3	140	26.1	157	27.8
hl + mh	136	15.3	80	11.5	58	10.8	47	8.0
Нет данных	19	2.0	12	1.7	14	2.6	9	2.0
По отношению к рН								
al + alb	442	49.6	341	49.1	252	47.0	230	40.8
i	281	31.5	199	28.6	128	23.9	158	28.0
ac	122	13.7	126	18.1	145	27.1	156	27.6
Нет данных	47	5.2	29	4.2	11	2.0	20	3.6
По типам ареалов								
c	502	56.3	420	60.4	338	63.0	301	53.4
b	193	21.6	132	19.0	81	15.1	108	19.2
aa	189	21.2	137	19.7	115	21.5	153	27.0
Нет данных	8	0.9	6	0.9	2	0.4	2	0.4

мельской тундры. Бассейн р. Кортаиха находится в возвышенной части главного водораздела – Большеземельского «хребта», который проходит между реками, текущими на север и юг по линии Вашуткиных и Харбейских озер. Вследствие этого в ланд-

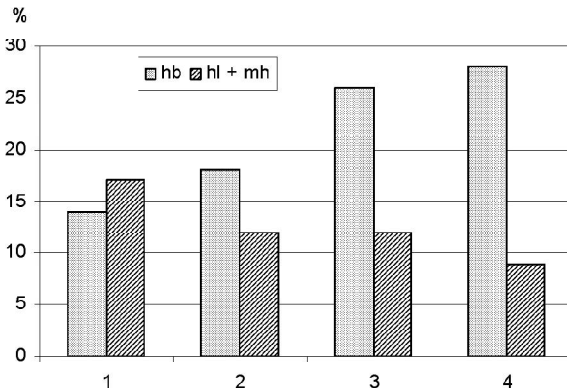
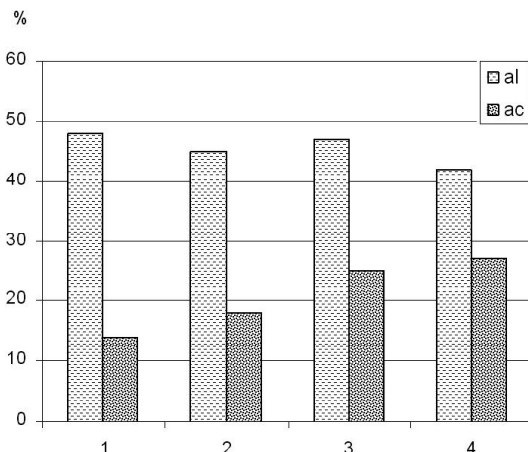


Рис. 7.2.2. Изменение доли индикаторных групп диатомовых водорослей по галобности на востоке Большеземельской тундры. По вертикали – %, по горизонтали – районы: 1 – бас. Кортаихи, 2 – Харбейские озера, 3 – бас. Воркуты, 4 – предгорный район Полярного Урала.

Рис. 7.2.3. Изменение доли ацидофильных и алкалифильных групп диатомовых водорослей в разных районах востока Большеземельской тундры. Обозначения как на рис. 7.2.2.



шафте преобладают положительные формы рельефа, и поверхность хорошо дренирована. Распространенные в этом районе ледниковые озера отличаются

сложной морфометрией, разнообразием макрофитов и донных отложений. Преобладание илисто-глинистых грунтов в озерах обеспечивает благоприятный гидрохимический режим для обитания водорослей. Точки обследования в бассейнах Воркуты, Усы и Кары расположены на территории Предуральяского краевого прогиба, где наблюдается чередование гряд с заболоченными низинами. Водосбор Харбейских озер также заболочен в большей степени по сравнению с бас. Коротаихи. Озера в предгорных районах, даже ледниковые, менее обеспечены питательными веществами вследствие сильного разбавления талыми водами со склонов Полярного Урала, а термокарстовые водоемы часто гумифицированы из-за заболоченности ландшафта, что препятствует росту таксономического богатства водорослей.

Различия в соотношении индикаторных экологических групп также обусловлены особенностями водной среды. Более высокое разнообразие галофильных диатомей в озерах Коротаихи, возможно, обусловлено особенностями гидрохимического режима, а именно распространением сульфатно-натриевого и сульфатно-кальциевого составов вод. Кроме того, определенную роль может играть происхождение ледниковых водоемов, вопрос о котором остается спорным, а также возможный занос солоноватоводных видов с приморских территорий и их сохранение в небольших популяциях.

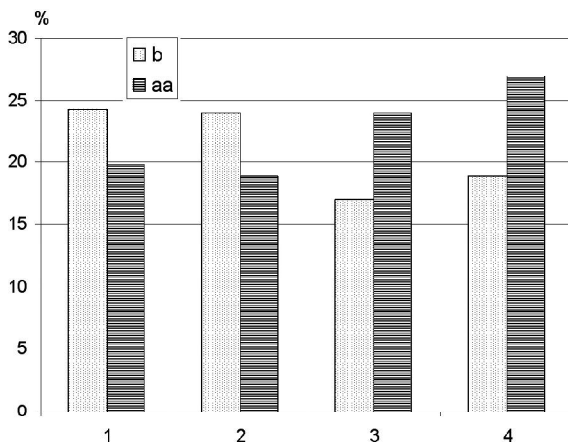
Как было отмечено выше, озера предгорного района Полярного Урала и прилегающих территорий отличаются более высоким разнообразием не только галофобов, но и ацидофилов. Это

объясняется тем, что реакция воды в озерах бас. Коротаихи и Харбейской системы большей частью нейтральная или слабощелочная, а в бассейнах Воркуты, Усы и Кары она колеблется от слабощелочной до кислой. Известно, что многие галофобы являются в то же время ацидофилами, поэтому естественно, что определяющую роль в формировании экологического облика состава диатомовых в заболоченном предгорном районе играет сочетание факторов малой минерализации и нередко слабокислой или кислой реакции среды. Особенности экологической структуры в бас. р. Кара, заключающиеся в снижении доли галофобов и ацидофилов, возможно обусловлены относительной близостью морского побережья. Не исключено влияние локальных выходов подземных вод.

Географическая структура состава диатомовых водорослей в отдельных районах восточной части Большеземельской тундры также имеет особенности. Признак преобладания космополитных диатомей (от 51 до 60%) для всех районов является общим. Однако на этом фоне соотношение индикаторных биогеографических групп различно. Доля бореальных видов в Харбейской системе и бас. Коротаихи выше (по 24%), чем доля аркто-альпийских (19-20%). В районах, занимающих более высокое широтное положение (озера в предгорьях Полярного Урала, бас. р. Воркута), значение бореальных диатомовых ниже (17-18%), а аркто-альпийских выше (от 22 до 30%). Таким образом, при относительном постоянстве климатических условий природной среды в регионе с продвижением на северо-восток разнообразие бореальных видов во флоре уменьшается, а представителей аркто-альпийской группы возрастает (рис. 7.2.4).

Сравнительный анализ показал, что локальные комплексы диатомовых водорослей в восточной части Большеземельской тундры неоднородны по флористическому богатству и структуре. Наряду с общими чертами, которые обусловлены сходством климатических условий, относительной близостью расположения и отсутствием значительного антропогенного влияния, отдельным районам присущи свои особенности. Тесно связанные между собой таксономическая и эколого-географическая структуры состава диатомовых водорослей находятся в зависимости преимущественно от широтного положения районов, особенностей ландшафта и происхождения озер – факторов, которые определяют физико-химические свойства их вод.

Рис. 7.2.4. Изменение доли бореальных и аркто-альпийских диатомовых в районах востока Большеземельской тундры. Обозначения как на рис. 7.2.2.



Полученные данные позволяют разделить комплексы диатомовых водорослей озер исследованных районов на две группы. Они соответствуют флористическому делению по сосудистым растениям (Ребристая, 1977) и относятся к Большеземельскому (верховья Коротаихи, Харбейские озера) и Предуральскому (верховья Усы, Воркуты, Кары) округам Канино-Печорской подпровинции Европейско-Западносибирской провинции Европейской Арктики.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Диаомовые водоросли играют ведущую роль в формировании различных типов сообществ в водных экосистемах и отличаются большим таксономическим разнообразием. Благодаря высокой чувствительности к разным факторам водной среды и быстрому отклику на антропогенное воздействие эта группа низших растений перспективна для использования в экологическом мониторинге водоемов на северных территориях. Необходимость слежения за состоянием водных экосистем Большеземельской тундры несомненна, принимая во внимание богатство этой территории полезными ископаемыми, широкомасштабные геологоразведочные работы и освоение ряда месторождений. В связи с этим становится очевидной необходимость исследования данной группы водорослей в естественных водных объектах региона и обобщения имеющихся данных.

Многолетние исследования диатомовых водорослей озер востока Большеземельской тундры позволили обобщить большой фактический материал и сделать ряд выводов. Установлено, что диатомовые водоросли развиваются в массе практически во всех озерах района на территориях, не нарушенных хозяйственной деятельностью. Видовой состав и доминирующие комплексы данной группы водорослей в экологических группировках формируются в водоемах по-разному. Фитопланктон характеризуется наибольшим обилием и видовым богатством диатомей в относительно глубоких ледниковых озерах с хорошим водообменом. Характерные черты этого сообщества – малое разнообразие истинно планктонных, особенно одноклеточных центрических диатомей, сходство состава доминирующих видов, частая встречаемость представителей перифитона и фитобентоса в условиях ветрового перемешивания водных масс. Основную роль в сложении сообщества играют преимущественно виды из родов *Aulacoseira*, *Asterionella*, *Tabellaria*; слабо представлены *Cyclotella* и *Stephanodiscus*. В малых термокарстовых озерах обилие и разнообразие диатомовых различно. В большинстве случаев они

бедны по составу и малочисленны из-за промерзания мелководных водоемов и малой обеспеченности воды минеральными и органическими веществами. Некоторые водоемы, особенно на илистых грунтах, отличаются массовым развитием планктонных диатомей, чему может благоприятствовать обогащение воды соединениями биогенных элементов в результате зоогенного влияния. Горизонтальное распространение диатомей фитопланктона неравномерно, несмотря на однородность химического состава вод и перемешивание водных масс. Обилие основных видов от пелагиали к литорали снижается. Доминируют *Aulacoseira islandica*, *A. subarctica*, *Asterionella formosa*, *Tabellaria fenestrata*, реже – *Diatoma elongatum*.

Наиболее постоянный комплекс в тундровых озерах – диатомеи фитоперифитона. Видовое богатство и структура группировок обрастаний в исследованных водоемах различны. Диатомовые разнообразны в ледниковых озерах с хорошо развитой водной растительностью и термокарстовых водоемах с илистым грунтом и мхами на дне. Сравнение состава диатомовых в обрастаниях разных растений показало, что устойчивых, значительных отличий их разнообразия и обилия в пределах одного озера нет. Это подтверждается средней степенью сходства состава и доминирующих комплексов разных групп эпифитона в большинстве озер. Причина этого – участие в группировках фитоперифитона большого числа видов с низким обилием в результате постоянного волнового воздействия. В эпилитоне диатомовых меньше и они не так разнообразны, как в обрастаниях растительных субстратов. Фактор неустойчивости водной среды оказывает влияние и на различия в формировании эпилитона в разных биотопах озер. Эпилитон в зарослях макрофитов богаче диатомовыми, чем в беззарослевой литорали благодаря снижению волнового воздействия, свободному проникновению света и обогащению сообщества оседающими из эпифитона видами. В фитоперифитоне преобладают в основном представители родов *Tabellaria*, *Achnanthes*, *Fragilaria*, *Cymbella*, *Navicula*, *Cocconeis*, *Nitzschia* и *Epithemia*.

Диатомовые комплексы фитобентоса разнообразнее и обильнее в ледниковых озерах, чем в термокарстовых. Оптимальные условия для развития донных диатомей – глубина около 2 м при достаточной освещенности дна. В прибрежной зоне крупных озер ограничивающим фактором является сильное механическое воздействие волн. Малые термокарстовые водоемы отличаются пре-

имущественным развитием диатомовых в прибрежной, быстрее прогреваемой зоне. Структура донных группировок большей частью сложная, массовое развитие какого-либо одного вида не наблюдается, доминанты отсутствуют. Основу донных сообществ образуют диатомеи из родов *Fragilaria*, *Navicula*, *Nitzschia*, *Stauroneis*. Общей особенностью фитоперифитона и фитобентоса большинства водоемов является значительная роль мелких видов из рода *Fragilaria*. Обилие представителей родов *Eunotia*, *Frustulia*, *Anomoeoneis*, *Pinnularia* в непланктонных альгоценозах – азональный признак заболоченных водоемов.

В результате исследований в озерах востока Большеземельской тундры выявлено 502 вида (622 с разновидностями и формами) диатомовых водорослей из 45 родов и 17 семейств, что свидетельствует об их высоком разнообразии. Альгофлора пополнилась представителями трех новых для территории родов *Denticula*, *Bacillaria* и *Stenopterobia*. Дополнительно к опубликованному ранее списку водорослей тундровых водоемов выявлено 57 видов с внутривидовыми таксонами и три новых вида для европейского Северо-Востока: *Fragilaria elliptica* Schum., *Eunotia rhomboidea* Hust., *Caloneis aerophila* Bock.

Наибольшим таксономическим богатством отличаются семейства *Naviculaceae*, *Bacillariaceae*, *Cymbellaceae*, а среди родов – *Navicula*, *Nitzschia*, *Cymbella*, *Fragilaria*, *Eunotia*, *Achnanthes*, *Pinnularia* и *Gomphonema*.

Найдено значительное количество редких видов, из них с заметным обилием встречаются *Achnanthes kryophila*, *A. laterostrata*, *A. levanderi*, *A. pinnata*, *Eucocconeis poretskyi*, *Eunotia microcephala*, *Navicula ignota* var. *palustris*, *N. lapidosa*, *N. pupula* var. *mutata*, *N. vitabunda*, *Peronia fibula*, *Stenopterobia capitata*. Сведений о других местонахождениях на территории России 10 таксонов в литературе нет. Это *Navicula fennica*, *N. glomus*, *N. gy-singensis*, *N. impexa*, *N. pupula* var. *pseudopupula* f. *rostrata*, *N. submolesta*, *Stauroneis phoenicenteron* f. *alaskana*, *Neidium bergii*, *N. hercynicum* f. *subrostratum* и *Cymbella helmckeii*.

Основу состава из числа индикаторных видов образуют донные и литоральные диатомеи, галофобы и алкалифилы по отношению к основным факторам водной среды, свойственные чистым водам. Различия флористических категорий и ценотической структуры по озерам и районам исследований обусловлены разнообразием условий, которые определяются комплексом внешних и внутренних факторов: заболоченностью ландшафта, ге-

незисом и морфометрией озер, степенью развития и разнообразием макрофитов. Важную роль играет продолжительность существования водоемов, особенно термокарстовых. Полученные данные показывают, насколько разнообразны диатомовые водоросли в озерных экосистемах на территории восточноевропейских тундр, как их состав и структура альгоценозов зависят от особенностей условий обитания. В связи с этим одной из важнейших задач последующих исследований является продолжение углубленного изучения качественного состава и сезонной динамики диатомовых комплексов с целью использования данных об их естественной изменчивости в мониторинге водоемов континентальных и приморских районов восточноевропейских тундр.

ЛИТЕРАТУРА

Алимов А.Ф., Никулина В.Н. Продуктивность сообществ обростаний в оз. Зеленецком // Гидробиол. журн., 1974. – Т. 10, № 2. – С. 29-35.

Антропогенное влияние на крупные озера Северо-Запада СССР. Гидробиология и донные отложения озера Белого / Отв. ред. Д.Н. Александрова. – Л.: Наука, 1981. – Ч. II. – 254 с.

Антропогенные факторы в жизни водоемов / Отв. ред. М.М. Камшилов. – Л.: Наука, 1975. – 187 с.

Арнольди В.М. Введение в изучение низших организмов. – М.-Л.: Госиздат, 1925. – 355 с.

Атлас Коми АССР. – М.: Главное управление геодезии и картографии СССР, 1964. – 112 с.

Атлас по климату и гидрологии Республики Коми / Отв. ред. А.И. Таскаев. – М.: Дрофа, ДиК, 1997. – 116 с.

Баранов И.В. Опыт районирования территории СССР на гидрохимические зоны и провинции по содержанию биогенных веществ и уровню фотосинтеза планктона в водоемах // Первичная продукция морей и континентальных вод. – Кишинев: Изд-во АН СССР, АН Молд. ССР, 1961. – С. 97-101.

Баранова С.С., Медведева Л.А., Анисимова О.В. Биоразнообразие водорослей – индикаторов окружающей среды. – Tel-Aviv: Pilies Studio, 2006. – 498 с.

Басова С.Л. Состав, распределение и продуктивность перифитона и микрофитобентоса // Биологическая продуктивность оз. Красного. – Л.: Наука, 1976. – С. 104-119.

Беляева П.Г. Фитоперифитон макрофитов среднего течения реки Сылвы // Современное состояние, проблемы охраны и рационального использования биоресурсов пресноводных водоемов: Сб. науч. тр. ФГНУ «ГОСНИОРХ». – СПб., 2007. – Т. VI. – С. 126-132.

Биоразнообразие экосистем Полярного Урала / Отв. ред. М.В. Гецен. – Сыктывкар, 2007. – 252 с.

Биоиндикация состояния природной среды Воркутинской тундры. – Сыктывкар, 1996. – 140 с. – (Тр. Коми НЦ УрО РАН; № 143).

Бородулина О.В., Макарова И.В. Род *Nitzschia* (Bacillariophyta) в верхнем течении реки Тобол и ее притоках // Бот. журн., 1993. – Т. 78, № 4. – С. 87-97.

Васильева И.И. Анализ видового состава и динамики развития водорослей водоемов Якутии: – Якутск: Якутский НЦ СО АН СССР, 1989. – 48 с.

Васильева И.И., Ремизайло П.А. Альгофлора водоемов субарктической тундры в районе стационара «Походск» // Растительность и почвы субарктической тундры. – Новосибирск: Наука, Сиб. отдел., 1980. – С. 92-104.

Вехов Н.В. Высшие водные растения северо-востока Европейской части СССР и проблема их охраны. – М.: ВНИИ охраны природы и заповедного дела МСХ СССР, 1984. – 27 с. – Деп. в ВИНТИ, 1984. – № 2115-84.

Видовой состав планктона озер Монче и Волчьей тундр / А.Д. Зиннова, А.А. Нагель, В.В. Петров и др. // Тр. отдел. гидрол. Ленингр. обл. гидромет. упр., 1935. – Сер. 1, т. 1. – С. 211-215.

Винберг Г.Г. Введение // Биологическая продуктивность северных озер. 1. Озера Кривое и Круглое. – Л.: Наука, 1975. – С. 3-9.

Виноградова О.Н. Видовой состав и распространение Cyanophyta в водоемах горного Крыма // Альгология, 1994. – Т. 4, № 2. – С. 48-57.

Вислянская И.Г. Фитопланктон // Лимнологические исследования на заливе Онежского озера Большого Онего. – Л.: Наука, 1982. – С. 70-81.

Власова Т.А. Гидрологические и гидрохимические условия биологического продуцирования в озерах Харбейской системы // Продуктивность озер восточной части Большеземельской тундры. – Л.: Наука, 1976. – С. 6-26.

Власова Т.А., Голдина Л.П. Материалы по гидрохимии некоторых озер восточной части Большеземельской тундры // Тр. Коми фил. АН СССР, 1967. – № 15. – С. 65-75.

Водоросли: Сводный указатель к отечественной библиографии по водорослям за 1937-1960 гг. / Сост. М.М. Голлербах, Л.К. Красавина. – Л.: БИН АН СССР, 1971. – 624 с.

Водоросли: Указатель к «Библиографии советской литературы по водорослям за 1961-1970 гг». – Л.: БИН АН СССР, 1983. – 460 с.

Водоросли: Справочник / С.П. Вассер, Н.В. Кондратьева, Н.П. Масюк и др. – Киев: Наук. думка, 1989. – 608 с.

Генкал С.И. Атлас диатомовых водорослей планктона реки Волги. – СПб.: Гидрометеиздат, 1992. – 127 с.

Генкал С.И., Вехов Н.В. Диатомовые водоросли водоемов Русской Арктики. – М.: Наука, 2007. – 64 с.

Генкал С.И., Иешко Т.А. Материалы к флоре Bacillariophyta водоемов Карелии (Россия). Кончезеро. II. *Pennatophyceae* // Альгология, 1998. – Т. 8, № 4. – С. 394-399.

Генкал С.И., Иешко Т.А., Чекрыжева Т.А. Материалы к флоре Bacillariophyta водоемов Карелии (Россия). Пертозеро. 1. *Centrophyceae* // Альгология, 1997. – Т. 7, № 3. – С. 297-302, 306.

Генкал С.И., Трифонова И.С. Материалы к флоре Bacillariophyta реки Нарвы и Нарвского водохранилища (Северо-запад России). 2. *Pennatophyceae* // Бот. журн., 2007. – Т. 92, № 11. – С. 1652-1656.

Генкал С.И., Ярушина М.И. Новый вид *Cyclotella* (Bacillariophyta) из озер Полярного Урала // Бот. журн., 2004. – Т. 89, № 9. – С. 1497-1501.

Гецен М.В. Материалы по альгофлоре системы тундровых озер // Гидробиологическое изучение и рыбохозяйственное освоение озер Крайнего Севера СССР. – М.: Наука, 1966. – С. 22-36.

Гецен М.В. О гетерогенности альгофлоры тундровых озер // Биологические основы использования природы Севера. – Сыктывкар: Коми кн. изд-во, 1970. – С. 258-262.

Гецен М.В. Водоросли бассейна Печоры. Состав и распространение. – Л.: Наука, 1973. – 147 с.

Гецен М.В. Фитопланктон тундровых озер Харбейской системы // Продуктивность озер восточной части Большеземельской тундры. – Л.: Наука, 1976. – С. 33-55.

Гецен М.В. Водоросли в экосистемах Крайнего Севера. – Л.: Наука, 1985. – 165 с.

Гецен М.В., Попова Э.И. Особенности флоры восточной части Большеземельской тундры. Гигро- и гидрофиты // Флора и фауна водоемов Европейского Севера. – Л.: Наука, 1978. – С. 31-43.

Гецен М.В., Стенина А.С. Систематический список споровых и высших цветковых растений (гигро- и гидрофиты) Большеземельской тундры. *Algae* // Флора и фауна водоемов Европейского Севера. – Л.: Наука, 1978. – С. 109-151.

Гидрогеология СССР. Коми АССР и Ненецкий национальный округ Архангельской области РСФСР / Гл. ред. А.В. Сидоренко. – М.: Недра, 1970. – Т. 42. – 288 с.

Гидрохимические показатели состояния окружающей среды: Справочные материалы / Т.В. Гусева, Я.П. Молчанова, Е.А. Заика и др. – М.: Эколайн, 2000. [Электронный ресурс].

Гогорев Р.М. Планктонные и эпифитные диатомовые водоросли в прибрежье Соловецких островов Белого моря // Новости сист. низш. раст. – СПб.: Наука, 2004. – Т. 37. – С. 35-48.

Голдина Л.П. География озер Большеземельской тундры. – Л.: Наука, 1972. – 101 с.

Голлербах М.М. Альгология в СССР на современном этапе: основные вехи и принципы оценок // Актуальные проблемы современной ботаники. – Минск: Навука і тэхніка, 1990. – Вып. XXX. – С. 69-77.

Горбацкий Г.В. Физико-географическое районирование Арктики. Полоса материковых тундр. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1967. – Ч. 1. – 136 с.

Григорьев А.А. Типы географической среды. – М.: Мысль, 1970. – 472 с.

Давыдова Н.Н. Диатомовые водоросли в поверхностном слое донных отложений Онежского озера // Растительный мир Онежского озера. – Л.: Наука, 1971. – С. 140-166.

Давыдова Н.Н. Голоценовая диатомовая флора Онежского озера и ее связь с флорами крупных озер // Круговорот вещества и энергии в озерных водоемах. – Новосибирск: Наука, Сиб. отдел., 1975. – С. 448-451.

Давыдова Н.Н. Процессы седиментации диатомей и формирование диатомовых комплексов в донных отложениях оз. Кубенского // Озеро Кубенское. – Л.: Наука, 1977. – Ч. II. – С. 159-191.

Давыдова Н.Н. Диатомовые водоросли – индикаторы природных условий водоемов в голоцене. – Л.: Наука, 1985. – 244 с.

Давыдова Н.Н., Жаковщикова Т.К., Стрельникова Н.И. Современные методы изучения диатомей в континентальных осадках и донных отложениях озер // Вестн. ЛГУ, 1987. – № 2. – С. 29-34.

Даценко Ю.С. Влияние водообмена на развитие фитопланктона в водоемах // Вест. МГУ. Сер. 5. Геогр., 2002. – № 2. – С. 29-33.

Денисов Д.Б. Изменения комплексов диатомовых водорослей под влиянием природных и антропогенных факторов в озерно-речных системах Хибинского горного массива (Кольский полуостров): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – СПб., 2005. – 27 с.

Диатомовые водоросли СССР (ископаемые и современные) / Отв. ред. А.И. Прошкина-Лавренко. – Т. 1. – Л.: Наука, 1974. – 403 с.

Диатомовые водоросли СССР (ископаемые и современные) / Отв. ред. И.В. Макарова. – Л.: Наука, 1988. – Т. II, вып. 1. – 116 с.

Диатомовые водоросли СССР (ископаемые и современные) / Отв. ред. И.В. Макарова. – СПб.: Наука, 1992. – Т. II, вып. 2. – 125 с.

Диатомовый анализ / Сост. А.П. Жузе, А.И. Прошкина-Лавренко, В.С. Шешукова и др. – Л.: Госгеолитиздат, 1949-1950. – Кн. 1-3.

Догадина Т.В., Горбулин О.С. Водоросли водоемов Мурманской области (Россия) // Альгология, 1994. – Т. 4, № 3. – С. 61-66.

Дуплаков С.П. Материалы к изучению перифитона // Тр. Лимнол. станции в Косино, 1933. – Вып. 16. – С. 9-159.

Ермолаев В.И., Левадная Г.Д., Сафонова Т.А. Альгофлора водоемов окрестностей Таймырского стационара // Биогеоценозы таймырской тундры и их продуктивность. – Л.: Наука, 1971. – С. 116-129.

Ермолаев В.И., Ремизайло П.А., Габышев В.А. Водоросли планктона водоемов бассейна озера Таймыр // Сиб. экол. журн., 2003. – Т. 10, № 4. – С. 381-392.

Жузе А.П., Сечкина Т.В. Диатомовые водоросли в донных отложениях оз. Эльгытхын (Анадырское плоскогорье) // Проблемы исторического озероведения. Вопросы палеогеографии и палеолимнологии, 1960. – Т. X. – С. 55-62. – (Тр. лабор. озеровед. АН СССР),

Запольнов А.К. Тектоника Большеземельской тундры. – Л.: Наука, 1971. – 120 с.

Заур Л.М. Некоторые данные о диатомовых водорослях о. Хейса (Земля Франца-Иосифа): Вестн. ЛГУ. Сер. биол., 1963. – № 21, вып. 4. – С. 27-37.

Зверева О.С. Особенности биологии главных рек Коми АССР. – Л.: Наука, 1969. – 280 с.

Зверева О.С., Власова Т.А., Голдина Л.П. Вашуткины озера и история их исследования // Гидробиологическое изучение и рыбохозяйственное освоение озер Крайнего Севера СССР. – М.: Наука, 1966. – С. 4-21.

Игнатенко И.В. Почвы восточно-европейской тундры и лесотундры. – М.: Наука, 1979. – 279 с.

Иешко Т.А., Коваленко В.Н. Продуктивность литорального фитопланктона оз. Пертозера // Биологические ресурсы внутренних водоемов и их использование. – Петрозаводск: Петрозаводский гос. ун-т, 1991. – С. 12-18.

Индикационная роль споровых растений Воркутинской тундры в условиях антропогенного воздействия. – Сыктывкар, 1991. – Деп. в ВИНТИ 31.10.1991, № 4169-В91. – 164 с.

Кареева Н.И. Диатомовые водоросли бентоса Каспийского моря. – Баку: Изд-во «ЭЛМ», 1972. – 258 с.

Качаева М.И. Редкие и интересные диатомовые водоросли из горной реки Ингоды (Забайкалье) // Новости сист. низш. раст. – Л.: Наука, 1975. – Т. 12. – С. 130-131.

Киселев И.А. Планктон морей и континентальных вод. Т. 1. Вводные и общие вопросы планктонологии. – Л.: Наука, 1969. – 358 с.

Комаренко Л.Е., Васильева И.И. Диатомовые и синезеленые водоросли водоемов Якутии. – М.: Наука, 1975. – 423 с.

Комулайнен С.Ф. Экология фитоперифитона малых рек Восточной Финноскандии. – Петрозаводск: Кар. НЦ РАН, 2004. – 182 с.

Кондратьева Н.В. К вопросу о структуре программно-методического пособия «Отбор видов водорослей Украины, заслуживающих первоочередной охраны» // Альгология, 2004. – Т. 14, № 1. – С. 3-31.

Корнева Л.Г. Структура и динамика фитопланктона водоемов Северо-Двинской водной системы // Флора и продуктивность пелагических и литоральных фитоценозов водоемов бассейна Волги. – Л.: Наука, 1990. – С. 159-175.

Корнева Л.Г. Фитопланктон Рыбинского водохранилища: состав, особенности распределения, последствия эвтрофирования // Современное состояние экосистем Рыбинского водохранилища. – СПб.: Гидрометеиздат, 1993. – С. 50-113.

Короткевич О.С. Диатомовая флора литорали Баренцева моря // Тр. Мурман. мор. биол. ин-та, 1960. – Вып. 1(5). – С. 68-338.

Косятова В.А., Эйнон Л.О. Эпифитон пресноводных водоемов и его роль в формировании качества воды // Водные ресурсы, 1992. – № 5. – С. 110-121.

Кочанова Э.И. Макрофиты и их продукция в озерах Харбейской системы // Продуктивность озер восточной части Большеземельской тундры. – Л.: Наука, 1976. – С. 79-83.

Кузько О.А. Эпифитные группировки водорослей // Гидробиология каналов Украинской ССР. – Киев: Наук. думка, 1990. – С. 77-86.

Кухаренко Л.А. Водоросли пресных водоемов Приморского края. – Владивосток: ДВО АН СССР, 1989. – 152 с.

Лаврентьева Г.М. Характеристика фитопланктона трех озер Карельского перешейка // Изв. НИИ оз. и реч. рыб. хоз-ва, 1976. – Т. 94. – С. 170-182.

Левадная Г.Д., Сафонова Т.А. Диатомовые водоросли водоемов поймы нижнего течения Оби и прилегающих районов лесотундры // Водоросли и грибы Сибири и Дальнего Востока. – Новосибирск: Наука, Сиб. отдел., 1972. – Ч. 2 (4). – С. 71-77.

Летанская Г.И. Фитопланктон и первичная продукция озер Кольского полуострова // Озера различных ландшафтов Кольского полуострова. – Л.: Наука, 1974. – Ч. II. – С. 78-119.

Лосева Э.И. Атлас позднеплиоценовых диатомей Прикамья. – Л.: Наука, 1982. – 204 с.

Лосева Э.И. Атлас пресноводных плейстоценовых диатомей европейского Северо-Востока. – СПб.: Наука, 2000. – 211 с.

Лосева Э. И., Стенина А.С., Марченко-Ваганова Т.И. Кадастр ископаемых и современных диатомовых водорослей европейского Северо-Востока. – Сыктывкар: Геопринт, 2004. – 156 с.

Лукин В.Б. Перестройка в сообществе фитоперифитона в ходе сезонной сукцессии: оседание планктонных форм и пресс фитофагов (личинки хирономид) // Журн. общ. биол., 2002. – Т. 63, № 5. – С. 418-425.

Ляшенко О.А. Таксономический состав фитопланктона Иваньковского водохранилища // Биол. внутр. вод, 2001. – № 2. – С. 16-21.

Макаревич Т.А. Эпифитон // Экологическая система Нарочанских озер. – Минск: Университетское изд-во, 1985. – С. 99-112.

Макарова И.В., Ахметова Н.И. Новые диатомовые водоросли для оз. Балхаш // Новости сист. низш. раст. – Л.: Наука, 1987. – Т. 24. – С. 49-55.

Макарова И.В. Изученность диатомовых водорослей в России // Проблемы ботаники на рубеже XX-XXI веков: Тез. докл. II (X) съезда Рус. бот. об-ва. – СПб., 1998. – Т. 2. – С. 108-109.

Маринич М.А. Альгофлора водной системы Валаамского архипелага: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – СПб., 1994. – 15 с.

Метелева Н.Ю. Эпифитон озера Неро // Биол. внутр. вод, 2001. – № 4. – С. 32-45.

Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов / Под ред. Ф.А. Мордухай-Болтовского. – М.: Наука, 1975. – 240 с.

Мильков Ф.Н. Природные зоны СССР. – М.: Мысль, 1977. – 293 с.

Миронова Н.Я., Покровская Т.Н. Лимнологическая характеристика некоторых озер Полярного Урала. – М.: Наука, 1964. – С. 102-133.

Миронова Н.Я., Покровская Т.Н. Лимнологические исследования в западной части Большеземельской тундры // Типология озер. – М.: Наука, 1967. – С. 103-135.

Михайлов В.И. Морфологическая изменчивость двух видов рода *Nitzschia* Hass., обрастающих колонии планктонных синезеленых водорослей // Бот. журн., 1975. – Т. 60, № 3. – С. 364-367.

Михайлов В.И. Виды рода *Nitzschia* Hass. (*Bacillariophyta*) в волжских водохранилищах // Бот. журн., 1976а. – Т. 61, № 4. – С. 543-546.

Михайлов В.И. Новые данные о роде *Nitzschia* Hass. (*Bacillariophyta*) в водоемах Западного Таймыра // Бот. журн., 1976б. – Т. 61, № 7. – С. 950-955.

Михеева Т.М. Альгофлора Беларуси. Таксономический каталог. – Минск: Изд-во БГУ, 1999. – 396 с.

Мухтарова Ш.Д. К изучению систематической структуры альгофлоры водоемов южных склонов Большого Кавказа // Альгология, 1991. – Т. 1, № 4. – С. 10-15.

Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. – М.: Мир, 1992. – 184 с.

Науменко Ю.В., Семенова Л.А. К изучению водорослей некоторых водоемов полуострова Ямал (Западная Сибирь) // Новости сист. низш. раст. – СПб.: Наука, 1996. – Т. 31. – С. 46-52.

Никулина В.Н. Биологическая продуктивность северных озер. I. Озера Кривое и Круглое. Фитопланктон // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1975. – Т. 56. – С. 42-54.

Определитель пресноводных водорослей СССР / М.М. Забелина, И.А. Киселев, А.И. Прошкина-Лавренко и др. – М.: Сов. наука, 1951. – Вып. 4. Диатомовые водоросли. – 620 с.

Особенности структуры экосистем озер Крайнего Севера (на примере озер Большеземельской тундры). – СПб.: Наука, 1994. – 260 с.

Палагушкина О.В. Видовой состав планктонных водорослей озер ВКГПЗ Республики Татарстан // Роль особо охраняемых природных территорий в сохранении биоразнообразия: Матер. науч.-практ. конф. – Казань, 2000. – С. 168-171.

Петрова Н.А. Фитопланктон Ладожского озера // Тр. Лабор. озерадения ЛГУ, 1968. – Т. 21. – С. 73-130.

Петрова Н.А. Сукцессии фитопланктона при антропогенном эвтрофировании озер. – Л.: Наука, 1990. – 200 с.

Полымский В.Н. К лимнологии озер Гыданского полуострова // Изв. НИИ оз. и реч. рыб. хоз-ва, 1971. – Вып. 75. – С. 32-46.

Попова Э.И. Результаты гидробиологических исследований в системе притоков р. Усы // Рыбы бассейна реки Усы и их кормовые ресурсы. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1962. – С. 136-175.

Порецкий В.С. Материалы к изучению обрастаний в водоемах Карелии // Тр. Бородинской Преснов. биол. станции в Карелии, 1927. – Т. V. – С. 101-134.

Порецкий В.С., Жузе А.П., Шешукова В.С. Диатомовые Кольского полуострова в связи с микроскопическим составом Кольских диатомитов // Тр. геоморфол. ин-та АН СССР, 1934. – Вып. 8. – С. 95-210.

Порк М. Диатомовые водоросли (*Bacillariophyta*) озер Эстонской ССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Тарту, 1967. – 28 с.

Природная среда тундры в условиях открытой разработки угля (на примере Юньягинского месторождения) / Отв. ред. М.В. Гецен. – Сыктывкар, 2005. – 246 с.

Продуктивность озер восточной части Большеземельской тундры / Отв. ред. Г.Г. Винберг, Т.А. Власова. – Л.: Наука, 1976. – 146 с.

Прошкина-Лавренко А.И. Диатомовые водоросли-показатели солености воды // Диатомовый сборник. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1953. – С. 186-205.

Прошкина-Лавренко А.И. Диатомовые водоросли бентоса Черного моря. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1963. – 243 с.

Разнообразие растительного мира Якутии. – Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2005. – 328 с.

Растительный мир Онежского озера / Ред. В.М. Распопов. – М.: Наука, 1971. – 194 с.

Ребристая О.В. Флора востока Большеземельской тундры. – Л.: Наука, 1977. – 334 с.

Решетников Ю.С. Разнообразие рыб Арктики // Биоразнообразие Европейского Севера: теоретические основы изучения, социально-правовые аспекты использования и охраны: Тез. Междунар. конф. – Петрозаводск: Ин-т биол. Кар. НЦ РАН, 2000. – С. 146.

Рихтер Г.Д. Север Европейской части СССР. – М.: Мысль, 1966. – 237 с.

Руководство по методам гидробиологического анализа поверхностных вод и донных отложений / Под ред. В.А. Абакумова. – Л.: Гидрометеиздат, 1983. – 239 с.

Рыбы бассейна реки Усы и их кормовые ресурсы. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1962. – 275 с.

Рычкова М.А. Перифитон литоральной зоны Онежского озера // Литоральная зона Онежского озера. – Л.: Наука, 1975. – С. 123-138.

Сафонова Т.А., Митрофанова Е.Ю. Материалы к изучению видового состава водорослей озера Телецкого (Горный Алтай, Россия) // Альгология, 1998. – Т. 8, № 1. – С. 3-10.

Сидоров Г.П. Рыбные ресурсы Большеземельской тундры. – Л.: Наука, 1974. – 163 с.

Сидоров Г.П., Власова Т.А. Краткий физико-географический очерк // Флора и фауна водоемов Европейского Севера. – Л.: Наука, 1978. – С. 5-11.

Сиренко Л.А., Козицкая В.Н. Биологически активные вещества водорослей и качество воды. – Киев: Наук. думка, 1988. – 256 с.

Современное состояние водных объектов Республики Карелия. По результатам мониторинга 1992-1997 гг. / Отв. ред. Н.Н. Филатов, Т.П. Куликова. – Петрозаводск: Кар. НЦ РАН, 1998. – 188 с.

Солоневская А.В. Краткая гидробиологическая характеристика Симанской группы озер поймы Средней Оби // Тр. Центр. сиб. ботан. сада, 1964. – Вып. 8, ч. 1. – С. 124-129.

Сорокин И.Н. Гидрологические типы озер Кольского полуострова // Вопросы современной лимнологии. – Л.: Наука, 1973. – С. 128-139.

Справочник по климату СССР. Вып. 1. Архангельская и Вологодская области и Коми АССР / Под ред. Е.С. Егоровой. – Архангельск: Сев. управление гидрометслужбы, 1970. – Ч. 1. – 460 с.

Справочник по климату СССР. Вып. 1. Архангельская и Вологодская области и Коми АССР / Под ред. Е.С. Егоровой. – Архангельск: Сев. управление гидрометслужбы, 1972. – Ч. 2. – 357 с.; Ч. 3. – 356 с.

Станиславская Е.В. Перифитон и его продукция // Особенности структуры экосистем озер Крайнего Севера (на примере озер Большеземельской тундры). – СПб.: Наука, 1994. – С. 120-127.

Станиславская Е.В. Состав и продуктивность водорослей перифитона разнотипных озер: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – СПб., 1995. – 23 с.

Стенин В.Н. Особенности диатомовой флоры современных ледниковых озер Полярного Урала // Биол. науки, 1972. – № 5. – С. 66-73.

Стенина А.С. Особенности флоры восточной части Большеземельской тундры. Диатомовые // Флора и фауна водоемов Европейского Севера. – Л.: Наука, 1978. – С. 21-26.

Стенина А.С. Диатомовые водоросли Озельских озер (бассейн Вычегды) // Водоемы бассейнов Печоры и Вычегды. – Сыктывкар, 1983. – С. 88-94. – (Тр. Коми фил. АН СССР; № 57).

Стенина А.С. Первые сведения о пресноводной флоре диатомовых водорослей бассейна реки Кары (Полярный Урал) // Споровые растения Крайнего Севера России. – Сыктывкар, 1993. – С. 12-25. – (Тр. Коми НЦ УрО РАН; № 135).

Стенина А.С. Состав и структура диатомовых комплексов естественных и антропогенно измененных водоемов // Структурно-функциональная организация фитоценозов на Крайнем Севере. – Сыктывкар, 1994. – С. 44-60.

Стенина А.С. Диатомовые водоросли тундровых водоемов в зоне влияния нефтеразведочных буровых (Архангельская область) // Некоторые подходы к организации мониторинга на Севере. – Сыктывкар, 1996. – С. 111-124. – (Тр. Коми НЦ УрО РАН; № 147).

Стенина А.С., Гецен М.В. Диатомовые водоросли в планктоне тундровых Харбейских озер (Коми АССР) // Бот. журн., 1975. – Т. 60, № 6. – С. 1178-1183.

Стенина А.С., Кюшчева Т.А. Диатомовые водоросли бентоса оз. Амбарты (Большеземельская тундра) // Споровые растения тундровых биогеоценозов. – Сыктывкар, 1982. – С. 39-53. – (Тр. Коми фил. АН СССР; № 49).

Стенина А.С., Патова Е.Н., Хохлова Л.Г. Разнообразие водорослей в водоемах Полярного Урала // Биоразнообразие и биоресурсы Урала и сопредельных территорий: Матер. Междунар. конф. – Оренбург, 2001. – С. 42-43.

Толмачев А.И. Введение в географию растений. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1974. – 244 с.

Трифорова И.С. Состав и продуктивность фитопланктона разнотипных озер Карельского перешейка. – Л.: Наука, 1979. – 168 с.

Трифорова И.С. Экология и сукцессия озерного фитопланктона. – Л.: Наука, 1990. – 182 с.

Трифорова И.С., Петрова А.Л. Структура и динамика биомассы фитопланктона // Особенности структуры экосистем озер Крайнего Севера. – СПб.: Наука, 1994. – С. 80-109.

Физико-географическое районирование СССР. Характеристика региональных единиц / Под ред. Н.А. Гвоздецкого. – М.: Изд-во МГУ, 1968. – 576 с.

Филенко Р.А. Гидрологическое районирование севера европейской части СССР (Архангельская область и Коми АССР). – Л.: Изд-во ЛГУ, 1974. – 223 с.

Фитопланктон Горьковского водохранилища / А.Г. Охашкин, И.А. Микульчик, Л.Г. Корнева и др. – Тольятти: Изд-во ИЭВБ, 1997. – 224 с.

Флеров Б.К. Пресноводные водоросли Белушьяго полуострова на Новой Земле // Тр. плавуч. морского науч. ин-та, 1925. – Вып. 12. – С. 15-47.

Флора тундровой зоны Якутии / А.А. Егорова, И.И. Васильева, Н.А. Степанова и др. – Якутск, 1991. – 184 с.

Харитонов В.Г. Диатомовые водоросли бассейна р. Анадырь (Чукотский автономный округ): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – СПб., 1981. – 20 с.

Харитонов В.Г. Пресноводные *Bacillariophyta* Берингии // Проблемы ботаники на рубеже XX-XXI веков: Тез. докл. II (X) съезда Российского ботан. об-ва. – СПб., 1998. – Т. 2. – С. 120.

Хохлова Л.Г. Оценка качества воды водоемов Воркутинского промышленного комплекса. – Сыктывкар, 1994. – 24 с. (Науч. докл. / Коми НЦ УрО РАН; Вып. 346).

Хохлова Л.Г. Гидрохимическая изученность поверхностных вод Большеземельской тундры // Возобновимые ресурсы водоемов Большеземельской тундры. – Сыктывкар, 2002. – С. 5-14. – (Тр. Коми НЦ УрО РАН; № 169).

Шаров А.Н. Фитопланктон водоемов Кольского полуострова. – Петрозаводск: Изд-во Кар. НЦ РАН, 2004. – 114 с.

Ширшов П.П. Эколого-географический очерк пресноводных водорослей Новой Земли и Земли Франца-Иосифа // Тр. Арктического ин-та, 1935. – Т. XIV. – С. 73-162.

Шмидт В.М. Математические методы в ботанике: Учеб. пособие. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1984. – 288 с.

Экологические основы управления продуктивностью агрофитоценозов восточноевропейской тундры / И.Б. Арчегова, Н.С. Котелина, Л.К. Грунина и др. – Л.: Наука, 1991. – 152 с.

Экологическое состояние притоков Нижней Оби (реки Харбей, Лонготьяган, Щучья) / В.Д. Богданов, Е.Н. Богданова, О.А. Госькова и др. – Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2005. – 236 с.

Ярушина М.И. Водоросли // Биоресурсы водных экосистем Полярного Урала. – Екатеринбург: УрО РАН, 2004. – С. 18-56.

Ярушина М.И., Танаева Г.В., Еремкина Т.В. Флора водорослей водоемов Челябинской области. – Екатеринбург: УрО РАН, 2004. – 307 с.

A comparative study of periphyton communities on reed complex and *Chara tomentosa* in three shallow lakes of Wielkopolska area, Poland / N. Kuczynska-Kippen, B. Messyas, B. Nagengast et al. // *Biologia. Sec. Bot.*, 2005. – Vol. 60, № 4. – P. 349-355.

Anderson N.J. Variability of sediment diatom assemblages in an upland, wind-stressed lake (Loch Fleet, Galloway, S.W. Scotland) // *J. Paleolimnol.*, 1990. – Vol. 4. – P. 43-59.

Antoniades D., Douglas M.S.V., Smol J.P. Benthic diatom autecology and inference model development from the Canadian High Arctic Archipelago // *J. Phycol.*, 2005. – Vol. 41. – P. 30-45.

Berger J., Schagerl M. Allelopathic activity of Characeae // *Biologia. Bratislava*, 2004. – Vol. 59, № 1. – P. 9-15.

Bonilla S., Villeneuve V., Vincent W.F. Benthic and planktonic algal communities in a high arctic lake: pigment structure and contrasting responses to nutrient enrichment // *J. Phycol.*, 2005. – Vol. 41. – 1120-1130.

Bukhtiyarova L., Round F.E. Revision of the genus *Achnanthes* sensu lato section *Marginulatae* Bukht. sect. nov. of *Achnanthidium* Kutz. // *Diatom Res.*, 1996. – Vol. 11, № 1. – P. 1-30.

Cattaneo A., Kalff J. Primary production of algae growing on natural and artificial plants: a study of interaction between epiphytes and their substrate // *Limnol. Oceanogr.*, 1979. – Vol. 24, № 6. – P. 1031-1037.

Cleve-Euler A. Die Diatomeen von Schweden und Finnland // *Kungl. Svensk. Vet. Akad. Handl.*, 1952-1955. – Teil 2-5.

Czarnecki D.B., Edlund M.B. New combinations for some taxa of *Achnanthes* // *Diatom Res.*, 1995. – Vol. 10, № 1. – P. 207-209.

Dembowska E. Spatial diversity of phytoplankton in the Wloclawek Reservoir // *Acta Univ. N. Copernici. Pr. limnol.*, 2002. – № 22. – P. 3-30.

DeNicola D.M. A review of diatoms found in highly acidic environments // *Hydrobiol.*, 2000. – Vol. 433. – P. 111-122.

De Vries B.J. Diatom assemblies in some moorland pools in the Drenthian District (The Netherlands) // *Hydrobiol. Bull.*, 1984. – Vol. 18, № 1. – P. 3-10.

Diatom inferred acidity history of 32 lakes on the Kola Peninsula, Russia / J. Weckstrom, J.A. Snyder, A. Korhola et al. // *Water, Air and Soil Pollution*, 2003. – Vol. 149. – P. 339-361.

Extent environmental impact and long-term trends in atmospheric contamination in the USA basin of east-european Russian Arctic / N. Solovieva, V.J. Jones, P.G. Appleby et al. // *Water, Air and Soil Pollution*, 2002. – Vol. 139. – P. 237-260.

Foged N. Diatoms from southwest Greenland // *Medd. Gronland*, 1973. – Vol. 194, № 5. – 84 p.

Foged N. Diatoms in Alaska // *Bibl. Phycologica*, 1981. – Bd. 53. J. Kramer in der A.R. Gantner Verlag Kommanditgesellschaft.

Habitat structure and regulation of local species diversity in a stony, upland stream / B.J. Downes, P.S. Lake, E.S.G. Schreiber et al. // *Ecol. Monogr.*, 1998. – Vol. 68, № 2. – P. 237-257.

Holopainen A.-L., Hovi A., Ronkko J. Lotic algal communities and their metabolism in small forest brooks in the Nurmes area of eastern Finland // *Aqua Fennica*, 1988. – Vol. 18, № 1. – P. 29-46.

Hooper C.A. Microcommunities of algae on a *Sphagnum* mat // *Holarct. Ecol.*, 1981. – Vol. 4. – P. 201-207.

Hustedt F. Systematische und ökologische untersuchungen uber die Diatomeen-flora von Java, Bali und Sumatra // *Arch. Hydrobiol.*, 1937-1938. – Bd. 15, heft 1-3. – S. 131-506.

Hustedt F. Die Kieselalgen von Deutschland, Osterreichs und der Schweiz // *Rabenhorst's Kryptogamen Flora*. – Leipzig, 1961-1966. – Teil 3. – 816 S.

Krammer K., Lange-Bertalot H. Bacillariophyceae. 1: Naviculaceae // *Susswasserflora von Mitteleuropa*. – Jena, 1986. – Bd. 2/1. – 876 S.

Krammer K., Lange-Bertalot H. Bacillariophyceae. 2: Bacillariaceae, Epithemiaceae, Surirellaceae // *Susswasserflora von Mitteleuropa*. – Stuttgart-N.-Y., 1988. – Bd. 2/2. – 585 S.

Krammer K., Lange-Bertalot H. Bacillariophyceae. 3: Centrales, Fragilariaceae, Eunotiaceae // *Susswasserflora von Mitteleuropa*. – Stuttgart-Jena, 1991a. – Bd. 2/3. – 563 S.

Krammer K., Lange-Bertalot H. Bacillariophyceae. 4: Achnanthaceae // *Susswasserflora von Mitteleuropa*. – Stuttgart-Jena, 1991b. – Bd. 2/4. – 437 S.

Kusber W.-H., Jahn R. Annotated list of diatom names by Horst Lange-Bertalot and co-workers, 2003. Version 3.0. [http://www.algaterre.org/Names_Version3_0.pdf].

Laing T.E., Smol J.P. Factors influencing diatom distributions in circumpolar treeline lakes of northern Russia // *J. Phycol.*, 2000. – Vol. 36. – P. 1035-1048.

Lange-Bertalot H., Steindorf M.A. Rote liste der limnischen Kieselalgen (Bacillariophyceae) Deutschlands. – *Schr.-R. f. Vegetationskde.* BfN, Bonn-Bad-Godesberg, 1996. – H. 28. – S. 633-677.

Lange-Bertalot H., Genkal S.I. Diatoms from Siberia. I. Islands in the Arctic Ocean (Yugorsky-Shar-Strait) // *Iconogr. Diatomol.* (2-nd corrected printing), 1999. – 271 p.

Laugaste R., Reunananen M. The composition and density of epiphyton on some macrophyte species in the partly meromictic Lake Verevi // *Hydrobiol.*, 2005. – Vol. 547. – P. 137-150.

Laybourn-Parry J., Marshall W.A. Photosynthesis, mixotrophy and microbial plankton dynamics in two high Arctic lakes during summer // *Polar Biol.*, 2003. – № 26. – P. 517-524.

Lim D.S.S., Kwan Ch., Douglas M.S.W. Periphytic diatom assemblages from Bathurst Island, Nunavut, Canadian High Arctic: an examination of community relationships and habitat preferences // *J. Phycol.*, 2001. – Vol. 37. – P. 379-392.

Merilainen J. The diatom flora and the hydrogen ion concentration of the water // *Ann. Bot. Fenn.*, 1967. – Vol. 4, № 1. – P. 51-58.

Merilainen J. The diatoms of the meromictic Lake Valkiajarvii, in the Finnish Lake District // *Ann. Bot. Fenn.*, 1969. – Vol. 6, № 2. – P. 77-104.

Michelutti N., Douglas M.S.V., Smol J.P. Evaluating diatom community composition in the absence of marked limnological gradients in the high Arctic: a surface sediment calibration set from Cornwallis Island (Nunavut, Canada) // *Polar Biol.*, 2007. – Vol. 30. – P. 1459-1473.

Miller M.C., Alexander V., Barsdate R.J. The effect of oil spills on phytoplankton in an arctic lake and ponds // *Arctic*, 1978. – Vol. 31, № 3. – P. 192-218.

Moore J.W. Benthic algae of southern Baffin Island. III. Epilithic and epiphytic communities // *J. Phycol.*, 1974. – Vol. 10. – P. 456-462.

Moore J.W. Benthic algae of southern Baffin Island. IV. Annotated list of Bacillariophyta // *Nova Hedvigia*, 1975. – Vol. 26, № 2-3. P. 205-223.

Moore J.W. Distribution and abundance of phytoplankton in 153 lakes, rivers and pools in the Northwest Territories // *Can. J. Bot.*, 1978. – Vol. 56, № 15. – P. 1765-1773.

Moore J.W. Factors influencing the diversity, species composition and abundance of phytoplankton in twenty one arctic and subarctic lakes // *Int. Rev. Ges. Hydrobiol.*, 1979. – Vol. 64, № 4. – P. 485-499.

Moore J.W. Attached and planktonic algal communities in some inshore areas of Great Bear Lake // *Can. J. Bot.*, 1980a. – Vol. 58, № 21. – P. 2294-2308.

Moore J.W. Epipelagic and epiphytic algal communities in Great Slave Lake // *Can. J. Bot.*, 1980b. – Vol. 58, № 10. – P. 1165-1173.

Moore J.W. Benthic algae in littoral and profundal areas of a deep subarctic lake // *Can. J. Bot.*, 1981. – Vol. 59, № 6. – P. 1026-1033.

Mulderij G., Smolders A.J.P., Van Donk E. Allelopathic effect of the aquatic macrophyte, *Stratiotes aloides*, on natural phytoplankton // *Freshwater Biol.*, 2006. – Vol. 51. – P. 554-561.

Ollikainen M., Simola H., Niinioja R. Change in diatom assemblages in the profundal sediments of two large oligohumic lakes in eastern Finland // *Hydrobiol.*, 1993. – Vol. 269(270). – P. 405-413.

Patrick R., Reimer Ch.W. The diatoms of the United States (Exclusive of Alaska and Hawaii). Vol. 1. (Monogr. Acad. Natur. Sci. Philadelphia, № 13). – 1966. – 688 p.; Vol. 2. – 1975. – 213 p.

Round F.E., Crawford R.M., Mann D.G. The Diatoms. Biology and morphology of the genera. – Cambridge: Cambridge University Press, 1990. – 747 pp.

Round F.E., Bukhtiyarova L. For new genera based on *Achnanthes* (*Achnanthidium*) together with a re-definition of *Achnanthidium* // *Diatom Res.*, 1996. – Vol. 11, № 2. – P. 345-361.

Salden N. Beitrage zur Okologie der Diatomeen (Bacillariophyceae) des Sußwassers // *Decheniana*, 1978. – Bd. 22. – 238 S.

Schindler D.W., Holmgren S.K. Primary production and phytoplankton in the Experimental Lakes Area, Northwestern Ontario, and other low-carbonate waters, and a liquid scintillation method for determining C^{14} activity in photosynthesis // *J. Fish. Res. Board Can.*, 1971. – Vol. 28, № 2.

Schmidt A. Atlas der Diatomaceenkunde. – Leipzig, 1874-1937. – Heft 1-104, tf. 1-416.

Sculberg O.M. Terrestrial and limnic algae and cyanobacteria // A catalogue of Svalbard plants, fungi, algae and cyanobacteria, 1996. – Part 9. – P. 383-395.

Seasonality of phytoplankton in subarctic Lake Saanajarvi in NW Finnish Lapland / L. Forsstrom, S. Sorvari, A. Korhola et al. // *Polar Biol.*, 2005. – № 28. – P. 846-861.

Servant-Vildary S. Les Diatomees actuelles des Andes de Bolivie (Taxonomie, ecologie) // *Can. Micropaleontol.*, 1986. – Vol. 1, №. 3-4. – P. 99-124.

Sheath R., Munawar M. Phytoplankton composition of a small subarctic lake in the Northwest Territories, Canada // *Phycologia*, 1974. – Vol. 13, № 2. – P. 149-161.

Sheath G., Steinman D. A checklist of freshwater algae of the Northwest Territories, Canada // *Can. J. Bot.*, 1982. – Vol. 60, № 10. – P. 1964-1997.

Siver P.A. Comparison of attached diatom communities on natural and artificial substrates // *J. Phycol.*, 1977. – Vol. 13. – P. 402-406.

Stenina A.S., Patova E.N., Noordhuis R. Phytoplankton // *Pechora Delta. Structure and dynamics of the Pechora Delta ecosystems (1995-1999)*. – Lelystad, Netherlands, 2000. – P. 99-113, 289-308.

Stevenson R.J., Bothwell M.L., Lowe R.L. Algal ecology: freshwater benthic ecosystems. – San Diego: Academic Press, 1996. – 753 p.

Stockner J.G., Armstrong F.A.J. Periphyton of the experimental lakes area, northwestern Ontario // J. Fish. Res. Board Can., 1971. – Vol. 28. – P. 215-229.

Strand J.A., Weisner S.E.B. Wave exposure related growth of epiphyton: implication for the distribution of submerged macrophytes in eutrophic lakes // Hydrobiol., 1996. – Vol. 325. – P. 113-119.

Tynni R. Über Finnlands rezente und subfossile Diatomeen // Geol. Surv. Finl. bull., 1975. – Bd. VIII, № 274. – 55 S.

Veres A.J., Pienitz R., Smol J.R. Lake water salinity and periphytic diatom succession in three subarctic lakes, Yukon Territory, Canada // Arctic, 1995. – Vol. 48, № 1. – P. 63-70

Walker I.R., Paterson C.G. Associations of diatoms in the surficial sediments of lakes and peat pools in Atlantic Canada // Hydrobiol., 1986. – Vol. 134. – P. 265-272.

Whitmore T.J. Florida diatom assemblages as indicators of trophic state and pH // Limnol. Oceanogr., 1989. – Vol. 34, № 5. – P. 882-895.

Williams D.M. Biogeography and diatom evolution // Живые клетки диатомей: Тез. Междунар. симпоз. – Иркутск, 2004. – С. 108-109.

Приложение 1

Сводный список диатомовых водорослей озер востока Большеземельской тундры

Таксон	Характеристика таксонов					Распространение в озерах					
	Место-обитание	Отношение к солесности	Отношение к pH	Группа сапробности	Географическая группа	Вашуткины озера	Харбайские озера	Бассейн Коротаихи	Бассейн Воркуты	Бассейн Усы	Бассейн Кары
Класс Centrophyceae											
Порядок Thalassiosirales											
Сем. Stephanodiscaceae Gleser et Makar.											
<i>Stephanodiscus hantzschii</i> Grun.	P	hl	alb	a-p	c		1	3	1		1
<i>S. minutulus</i> (Kütz.) Cl. et Moll.	P	i	al	b-a	c		3	1			
<i>S. rotula</i> (Kütz.) Hendey	P	i	al	o-b	c	x	1				
<i>Cyclotephanos dubius</i> (Fricke) Round	PL	i	al	b-a	c		2	1			
<i>C. invisitatus</i> (Hohn et Hellerm.) Theriot, Stoerm. et Håk.	P	i	al	b	c			1+			
<i>Cyclotella bodanica</i> Grun.	P	i	i	o-x	aa			2			
<i>C. cornensis</i> Grun.	P	i	i	o	aa			2			
<i>C. kuetzingiana</i> Thw.	P	hl	al	b	c			1			
<i>C. meneghiniana</i> Kütz.	P	hl	al	a	c		1	1	3		
<i>C. ocellata</i> Pant.	L	i	al	o	b		1				
<i>C. radiosa</i> (Grun.) Lemm.	P	i	al	b	c	x					
<i>C. rossii</i> Håk.	P	i	al	b	c		3	3		x	
<i>C. schumannii</i> Håk.	P	hl	al	b	c	x					
<i>C. stelligera</i> Cl. et Grun.	P	i	al	b-o	c		2	3			
<i>C. tripartita</i> Håk.	P	oh	-	-	-			1+			

Примечание. Обозначения основных экологических характеристик таксонов: Р – планктонный, В – донный, L – литоральный, Ер – эпифит; oh – олигогалаф, i – индифферент, hb – галофоб, hl – галофил, mh – мезогалаф; ac – ацидофил, al – алкалофил, alb – алкалибионт; x – ксеносапроб, o – олигосапроб, b – бета-мезосапроб, a – альфа-мезосапроб, p – полисапроб; обозначения биогеографических элементов: aa – аркто-альпийский, b – бореальный, c – космополит; прочерк – данные нет. + – виды определены С.И. Генкалом.

Таксон	Характеристика таксонов					Распространение в озерах					
	Место-обитание	Отношение к солености	Отношение к pH	Группа сапробиности	Географическая группа	Вашуткины озера	Харейские озера	Бассейн Коротайхи	Бассейн Воржугы	Бассейн Усы	Бассейн Кары
Порядок Melosirales											
Сем. Melosiraceae Kütz.											
<i>Melosira undulata</i> (Ehr.) Kütz.	P	i	i	-	c		1				
<i>M. varians</i> Ag.	BP	hl	al	b	c			1	2		
Порядок Aulacoseirales											
Сем. Aulacoseiraceae Crawford											
<i>Aulacoseira alpicena</i> (Grun.) Kram.	P	i	al	x-o	b		2	1	4		5
<i>A. ambigua</i> (Grun.) Sim.	P	i	al	o-b	c			1			
<i>A. distans</i> (Ehr.) Sim.	BP	i	ac	x-o	b		2	1	3	3	1
<i>A. granulata</i> (Ehr.) Sim.	P	i	al	b	c	x	2	1			
<i>A. islandica</i> (O. Müll.) Sim.	P	i	al	o-b	aa	x	6	6			
<i>A. islandica f. curvata</i> (O. Müll.) Sim.	P	i	al	o-b	aa		4				
<i>A. italica</i> (Ehr.) Sim. (excl. <i>A. italica</i> var. <i>tenuissima</i> (Grun.) Sim.)	P	i	al	b-o	c	x	3	2			
<i>A. italica f. curvata</i> (Pant.) Dav.	P	i	al	b-o	c	x	1				
<i>A. lirata</i> (Ehr.) Röss	P	i	ac	-	aa					1	
<i>A. subarctica</i> (O. Müll.) Haworth	P	i	al	o-b	aa	x	6	3			
<i>A. valida</i> (Grun.) Kram.	P	i	al	-	aa		1			1	
Порядок Rhizosoleniales											
Сем. Rhizosoleniaceae D. T.											
<i>Rhizosolenia longisetia</i> Zach.	P	i	ac	o	c		1				
Класс Pennatophyceae											
Порядок Araphales											
Сем. Fragilariaceae (Kütz.) D. T.											
<i>Fragilaria acus</i> (Kütz.) Lange-Bert.	P	i	al	b-o	c	x	3	1	2		1
<i>F. amphicephala</i> (Kütz.) Lange-Bert.	Ep L	i	i	x	c		1	1			
<i>F. bicapitata</i> A. Meyer	L	hb	al	o-b	b			1		1	
<i>F. bidens</i> Heib.	PL	i	al	o	b				1		

Таксон	Характеристика таксонов				Распространение в озерах						
	Место-обитание	Отношение к солености	Отношение к рН	Группа сапробиности	Географическая группа	Вашуткины озера	Харбейские озера	Бассейн Коротаихи	Бассейн Воркуты	Бассейн Усы	Бассейн Кары
<i>F. brevistriata</i> Grun. var. <i>brevistriata</i>	L Ep	i	al	o	c	x	3	3		3	
<i>F. brevistriata</i> var. <i>inflata</i> (Pant.) Hust.	L Ep	hl	al	b	b		1				
<i>F. capucina</i> Desm. var. <i>capucina</i>	L P	i	al	b	c	x	3	1	2		
<i>F. capucina</i> var. <i>æsolepta</i> Rabenh.	L P	i	al	o	c	x			3	x	
<i>F. constricta</i> Ehr.	L	hb	ac	x	aa				3	4	3
<i>F. constricta</i> f. <i>stricta</i> A. Cl.	L	hb	ac	x	aa				2	3	2
<i>F. constricta</i> f. <i>tetranodis</i> A. Cl.	L	hb	ac	x	aa					1	
<i>F. constricta</i> f. <i>trihodis</i> Hust.	L	hb	ac	—	aa					1	
<i>F. construens</i> (Ehr.) Grun. var. <i>construens</i>	L Ep	i	al	b	c	x	4	6	6	4	5
<i>F. construens</i> f. <i>linodis</i> (Ehr.) Hust.	L Ep	i	al	b	c	x	3	3		2	3
<i>F. construens</i> f. <i>subsalina</i> (Hust.) Hust.	L Ep	hl	al	—	c		6	2	1		
<i>F. construens</i> f. <i>venter</i> (Ehr.) Hust.	L Ep	i	al	b	c		4	4	6	6	2
<i>F. construens</i> var. <i>capitata</i> Hérib.	L Ep	i	al	—	c				1		
<i>F. crotonensis</i> Kitt.	P	hl	al	o-b	b			1			
<i>F. cyclophum</i> (Brutschy) Lange-Bert.	Ep P	i	al	o	c		5	5	3		
<i>F. danica</i> (Kütz.) Lange-Bert.	P	i	al	b-o	c		3	3	3		
<i>F. delicatissima</i> (W. Sm.) Lange-Bert. var. <i>angustissima</i> Lange-Bert.	P	i	al	o-b	c		1	1			
<i>F. famelica</i> (Kütz.) Lange-Bert.	P L	i	i	b	aa		5	3	3		
<i>F. fasciculata</i> (C. Ag.) Lange-Bert.	Ep L	mh	al	—	c		1	1			
<i>F. gracilis</i> Oestr.	Ep L	i	i	b	c		1	1			
<i>F. heidenii</i> Oestr.	L	i	al	—	aa		1	1	2	2	1
<i>F. lapponica</i> Grun.	L	i	i	—	aa			1		1	
<i>F. leptostauron</i> (Ehr.) Hust. var. <i>leptostauron</i>	Ep L	hb	al	o-b	b				1		
<i>F. leptostauron</i> var. <i>dubia</i> Hust.	L	hb	al	—	b			1			
<i>F. leptostauron</i> var. <i>rhomboides</i> Grun.	L	hb	al	—	b			1			
<i>F. minuscula</i> Williams et Round	Ep	hl	i	o-b	c		3	3	3		
<i>F. montana</i> (Krasske) Lange-Bert.	Ep	i	i	—	c			1			

Таксон	Характеристика таксонов				Распространение в озерах					
	Место-обитание	Отношение к солёности	Отношение к pH	Группа сапробиности	Географическая группа	Вашутинские озера	Харбейские озера	Бассейн Коротаихи	Бассейн Воркуты	Бассейн Клары
<i>F. nanana</i> Lange-Bert.	Ep	hb	i	o	aa			1		
<i>F. parastitica</i> (W. Sm.) Grun. var. <i>parastitica</i>	Ep	i	al	b-a	c		1			
<i>F. parastitica</i> var. <i>subconstricta</i> Grun.	Ep	i	al	b-a	c		1	1		
<i>F. pinnata</i> Ehr. var. <i>pinnata</i>	L	hl	al	b	c		6	6	5	6
<i>F. pinnata</i> f. <i>venticulosa</i> Schum.	L	i	al	o-b	c		1	1		
<i>F. pinnata</i> var. <i>intercedens</i> Hust.	L	i	i	o-b	c		1	1		2
<i>F. pinnata</i> var. <i>lanceolata</i> (Schum.) Hust.	L	hl	al	o	b		2	3	3	1
<i>F. pinnata</i> var. <i>trigona</i> (Brun et Hérib.) Hust.	L	hl	al	-	b		1	3		
<i>F. pulchella</i> (Rafis ex Kütz.) Lange-Bert.	Ep	mh	al	-	b			1		
(= <i>Synedra pulchella</i> var. <i>lacerata</i> Hust.)										
<i>F. radians</i> (Kütz.) Lange-Bert.	P	i	al	o-b	c	x	3	1	2	
<i>F. rumpens</i> (Kütz.) Grun.	Ep L	i	al	o-b	c		4	3	4	3
<i>F. subsalina</i> (Grun.) Lange-Bert.	L Ep	hl	ac	-	b			2		
<i>F. tabulata</i> (C. Ag.) Lange-Bert.	Ep L	mh	al	a	c		1	1	1	
<i>F. tenera</i> (W. Sm.) Lange-Bert.	L	hb	al	o	aa		1	2		
<i>F. ulna</i> (Nitzsch) Lange-Bert. var. <i>ulna</i>	Ep L	i	al	o-a	c	x	3	4	4	2
(<i>Fragilaria</i> ?) <i>Synedra ulna</i> var. <i>aequalis</i> (Kütz.) Hust.	Ep L	i	al	b	c		1			
<i>F. ulna</i> var. <i>amphirhynchus</i> (Ehr.) Grun.	Ep L	i	al	b	c			1		
<i>F. vaucheriae</i> (Kütz.) Peters var. <i>vaucheriae</i>	L Ep	i	al	b-a	c		6	3	3	2
<i>F. vaucheriae</i> var. <i>capitellata</i> (Grun.) Patr.	L Ep	i	al	-	c		2	5		1
<i>F. virescens</i> Ralfs var. <i>virescens</i>	L Ep	i	i	o	aa		1	4	3	
<i>F. virescens</i> var. <i>elliptica</i> Hust.	L Ep	i	i	b	aa			6		
<i>F. virescens</i> var. <i>mesolepta</i> Schönf.	L Ep	i	i	x	b		1	2		
<i>F. virescens</i> var. <i>oblongella</i> Grun.	L Ep	i	i	x	b		2	6	2	4
<i>Opephora martyi</i> Hérib.	Ep B	i	al	o-b	b		3	3	3	
<i>Asterionella formosa</i> Hass.	P	i	al	o-b	c	x	6	6		
<i>Hannaea arcus</i> (Ehr.) Kütz.	Ep	hb	al	x-o	aa		1		3	

Таксон	Характеристика таксонов					Распространение в озерах					
	Место-обитание	Отношение к солености	Отношение к pH	Группа сапробиности	Географическая группа	Вашу-ткины озера	Харбейские озера	Бассейн Коротких	Бассейн Воркуты	Бассейн Усы	Бассейн Кары
Сем. <i>Diatomaceae</i> Dumortier											
<i>Diatoma elongatum</i> (Lyngb.) Ag.	P B	hl	al	b-o	c	x	6	3	3	x	
<i>D. hyemalis</i> (Roth) Heib.	B Ep	hb	i	x	aa				1	x	
<i>D. mesodon</i> (Ehr.) Kütz.	B Ep	hb	al	x	aa				1	2	
<i>D. tenuis</i> Ag.	P B	hl	al	b	c	x	2	1	1	x	
<i>D. vulgaris</i> Bory var. <i>vulgaris</i>	B Ep	i	alb	b	c				1		
<i>D. vulgaris</i> var. <i>linearis</i> Grun.	B Ep	i	al	b	c				2		
<i>D. vulgaris</i> var. <i>ovalis</i> (Fricke) Hust.	B Ep	i	al	b	b				1		
<i>Meridion circulare</i> (Grév.) Ag. var. <i>circulare</i>	PEpL	hb	al	x-b	c	x	1	1	2	2	5
<i>M. circulare</i> var. <i>constrictum</i> (Ralfs) V. H.	PEpL	hb	i	x-o	c				3	3	2
Сем. <i>Tabellariaceae</i> Schütt											
<i>Tabellaria fenestrata</i> (Lyngb.) Kütz. var. <i>fenestrata</i>	P	i	i	x-b	b	x	6	5	3	2	
<i>T. fenestrata</i> var. <i>geniculata</i> Cl.	P	hb	ac	o	b		1				
<i>T. flocculosa</i> (Roth) Kütz.	Ep P	hb	ac	o-x	aa	x	6	6	6	5	3
<i>Tetracyclus emarginatus</i> (Ehr.) W. Sm.	L	i	i	o	aa		2	2		3	
<i>T. glans</i> (Ehr.) Mills	L	i	ac	x-o	aa		1	1		1	
<i>T. rupestris</i> (Braun) Grun.	L	hb	ac	x	aa						1
Порядок <i>Raphales</i>											
Сем. <i>Naviculaceae</i> Kütz.											
<i>Navicula aboensis</i> (Cl.) Hust.	B	i	i	-	aa		1				
<i>N. amphibola</i> Cl.	B	hl	al	o	aa		1	1			
<i>N. arenaria</i> Donk.	B	hl	al	-	c			1			
<i>N. arvensis</i> Hust. var. <i>arvensis</i>	L Ep	hb	ac	-	c		3				
<i>N. arvensis</i> var. <i>major</i> Lange-Bert.	B Ep	hl	-	b-a	c		3				
<i>N. atomus</i> (Kütz.) Grun.	B Ep	i	al	b-a	c		3	3	3	x	
<i>N. bacillum</i> Ehr. var. <i>bacillum</i>	B	i	al	o-b	c	x	2	3	1	1	1
<i>N. bacillum</i> var. <i>gregoriana</i> Grun.	B	i	i	-	c				1		
<i>N. bannajensis</i> Peters.	B	-	-	-	c			1			
<i>N. bryophila</i> Peters.	Ep	hb	ac	o	c		3	6	2		
<i>N. bulnheimii</i> Grun.	B	hl	al	-	c			1			
<i>N. capitata</i> Ehr. var. <i>capitata</i>	B	hl	al	b-a	c			2			
<i>N. capitata</i> var. <i>hungarica</i> Ross	B	hl	alb	b-a	c	x		3			
<i>N. capitatoradiata</i> Germain	B	hl	al	b-a	c	x		3			2
<i>N. cari</i> Ehr.	B	hl	i	b-a	c			2			

Таксон	Характеристика таксонов					Распространение в озерах					
	Место-обитание	Отношение к солёности	Отношение к рН	Группа сапробиности	Географическая группа	Вашуткины озера	Харейские озера	Бассейн Коротайхи	Бассейн Воркуты	Бассейн Усы	Бассейн Кары
<i>N. clemens</i> Grun.	B	hl	al	b	b		2	1		1	
<i>N. cocconeiformis</i> Greg.	B Ep	i	i	o	aa		3	2	1	3	
<i>N. concentrica</i> Carter	B	hl	al	-	c						
<i>N. constans</i> Hust.	B	i	i	o	b		1	1			
<i>N. contenta</i> Grun.	B Ep	i	al	o	c					3	1
<i>N. costulata</i> Grun.	B	hl	al	-	b		1	1		2	
<i>N. cryptocephala</i> Kütz.	B Ep	i	al	a	c	x	3	5	3	3	1
<i>N. cryptotenella</i> Lange-Bert.	B	i	al	b-a	c		1	1			
<i>N. cuspidata</i> (Kütz.) Kütz.	B	i	al	a	c			1			
<i>N. decivivis</i> Hust.	B Ep	-	ac	-	b		1	3	1	2	
<i>N. deterita</i> Hust.	B	hb	-	o	aa					1	
<i>N. digitoradiata</i> (Greg.) Ralfs	B	mh	al	-	c			1			
<i>N. digitulus</i> Hust.	B	-	ac	o	b				1		
<i>N. elghensis</i> (Greg.) Ralfs	B	i	al	o-b	c		1	1		1	3
<i>N. elongata</i> Poretsky	B	i	i	-	b			1			
<i>N. exigua</i> (Greg.) Grun.	B	i	al	o-b	c	x	2	3			
<i>N. exilis</i> Kütz.	B	i	al	-	c			2			
<i>N. explanata</i> Hust.	B	i	i	-	b			3			
<i>N. farfa</i> Hust.	B	-	-	-	c		1				
<i>N. fennica</i> Hust.	B	-	-	-	-		1				
<i>N. fluens</i> Hust.	B	-	-	b	b		1				
<i>N. gallica</i> (W. Sm.) Lagerst.	B	-	al	-	c			1	1		
<i>N. gastrum</i> var. <i>gastrum</i>	B	i	i	b	c			1			
<i>N. gastrum</i> var. <i>remotestriata</i> A. Cl.	B	-	-	-	c	x			3		
<i>N. glomus</i> Carter et Bailey-Watts	B	-	-	-	aa				1		
<i>N. gregaria</i> Donk.	B	-	-	-	c				3		
<i>N. gysingensis</i> Foged	Ep	mh	al	b-a	c				1		
<i>N. hustedtii</i> Krasske	B	hb	ac	-	b			2			
<i>N. ignota</i> Krasske var. <i>ignota</i>	B	i	al	x	c			1			1
<i>N. ignota</i> var. <i>acceptata</i> (Hust.) Lange-Bert.	B	i	al	-	c				1		
<i>N. ignota</i> var. <i>pallustris</i> (Hust.) Lund	B	i	i	-	c		1	3		2	3
<i>N. impexa</i> Hust.	L Ep	i	i	-	c						
<i>N. indifferens</i> Hust.	B	-	-	-	c				2		
<i>N. interglacialis</i> Hust.	B	hb	ac	-	b						
<i>N. invicta</i> Hust.	B	i	al	-	aa		2	2		2	
	B	-	-	-	aa		1				

Таксон	Характеристика таксонов					Распространение в озерах				
	Местообитание	Отношение к солености	Отношение к рН	Группа сапробиности	Географическая группа	Вашуткины озера	Харбейские озера	Бассейн Воркуты	Бассейн Усы	Бассейн Кары
<i>N. jaernefeltii</i> Hust.	B	i	ac	o	aa		3	3	2	1
<i>N. jentzschii</i> Grun.	B	i	i	-	b	x	3			
<i>N. kervlingensis</i> (Ehr.) Kütz.	B	mh	al	-	c			1		
<i>N. krasskei</i> Hust.	B Ep	i	ac	o	c			1		
<i>N. lacustris</i> Greg. var. <i>lacustris</i>	B	i	i	o	b		1			
<i>N. lacustris</i> var. <i>parallelata</i> Wisl. et Kolbe	B	i	i	i	b			1		
<i>N. laevisillina</i> Kütz.	B	hb	i	o-b	c	x	3	3	2	
<i>N. lapidosa</i> Krasske	B	hb	ac	o	-		3			
<i>N. latens</i> Krasske	B	i	i	-	b		1	3		
<i>N. laterostrata</i> Hust.	B	hl	al	o	c			1		
<i>N. leptostriata</i> Jörg	B	hb	ac	o	c					
<i>N. lesmonensis</i> Hust.	B	hl	al	-	b		1			
<i>N. lucidula</i> Grun.	B	i	-	-	b		1	3		
<i>N. medioconvexa</i> Hust.	B	hb	ac	-	b		1		3	
<i>N. mediocris</i> Krasske	B Ep	hb	ac	o	c			3		
<i>N. menisculus</i> Schum.	B	hl	al	b-a	c		1			
<i>N. meniscus</i> Schum.	B	hl	al	-	c			2		
<i>N. microcephala</i> Grun.	B	i	-	o	c			2		
<i>N. minima</i> Grun.	B Ep	i	al	b-p	c		3	3	2	2
<i>N. minuscula</i> Grun. var. <i>minuscula</i>	B Ep	i	al	o-b	c		3	3	3	3
<i>N. minuscula</i> Grun. var. <i>muralis</i> (Grun.) Lange-Bert.	B Ep	i	i	b	c	x	3	1		
<i>N. minusculoides</i> Hust.	B Ep	-	ac	o	-			2		
<i>N. muraloides</i> Hust.	B	i	i	-	b		1	3		
<i>N. mutica</i> Kütz. var. <i>mutica</i>	B Ep	hl	al	a-b	c			1		
<i>N. mutica</i> var. <i>ventricosa</i> (Kütz.) Cl. et Grun.	B Ep	i	al	a-b	aa	x		1		
<i>N. oblonga</i> Kütz. var. <i>lanceolata</i> Grun.	B	i	al	-	c			1		
<i>N. obtusangula</i> Hust.	B	i	al	-	b			1		
<i>N. paanaensis</i> A.Cl.	B	i	-	-	aa			2		
<i>N. pelliculosa</i> (Bréb.) Hilse	B Ep	i	al	b-a	c		1	1		1
<i>N. peregrina</i> (Ehr.) Kütz.	B	mh	al	o	c			2	1	
<i>N. phyllepta</i> Kütz.	B	mh	al	-	c					
<i>N. placentata</i> Ehr.	B	i	i	o	c		2			
<i>N. placentula</i> (Ehr.) Grun.	B	i	al	b	c		1			1
<i>N. placentula</i> f. <i>lanceolata</i> Grun.	B	i	al	b	c			1		

Таксон	Характеристика таксонов					Распространение в озерах					
	Место-обитание	Отношение к солёности	Отношение к pH	Группа сапробиности	Географическая группа	Вашуткины озера	Харьбейские озера	Бассейн Коротаихи	Бассейн Воркуты	Бассейн Усы	Бассейн Кары
<i>N. placentula</i> f. <i>latiuscula</i> (Grun.) Meist.	B	i	al	o	c			1			
<i>N. placentula</i> f. <i>rostrata</i> A. Mayer	B	i	al	b	c			1			
<i>N. porifera</i> Hust. var. <i>porifera</i>	B	i	-	o	b		2				
<i>N. porifera</i> var. <i>opportuna</i> Lange-Bert.	B	i	i	o	c		3				
<i>N. pseudanglica</i> Lange-Bert.	B	i	al	b	c	x?	2				
<i>N. pseudococconeiformis</i> Poretzky	B	-	-	-	-			1			
<i>N. pseudolanceolata</i> Lange-Bert.	B	hl	al	b	c	x	2	2	1	3	3
<i>N. pseudoscutiformis</i> Hust.	B Ep	i	i	b	aa	x	3	3	3	4	
<i>N. pseudosilicula</i> Hust.	B	i	al	-	aa			1			
<i>N. pseudoventralls</i> Hust.	L	i	al	o-b	b		1				
<i>N. pupula</i> Kütz. var. <i>pupula</i>	B	hl	i	b	c	x	2	3	3	3	2
<i>N. pupula</i> var. <i>mutata</i> (Krasske) Hust.	B	hl	i	o	c		1	3	1		
<i>N. pupula</i> var. <i>pseudopupula</i> (Krasske) Hust. f. <i>rostrata</i> Hust.	B	hl	i	-	c		1				
<i>N. pusio</i> Cl.	B	i	i	o	aa			2			
<i>N. radiosa</i> Kütz.	B Ep	i	i	b	b	x	4	4	4	3	2
<i>N. rhynchocephala</i> Kütz.	B Ep	hl	i	b-a	c		1	3	1	3	
<i>N. rostellata</i> Kütz.	B Ep	i	al	b-a	a			1			
<i>N. schirassmannii</i> Hust.	Ep B	hb	ac	o	aa		1			1	
<i>N. schoenfeldii</i> Hust.	Ep B	i	i	o-b	c		2	2			
<i>N. scutelloides</i> W. Sm.	B	i	al	a-b	c		1	2			
<i>N. scutiformis</i> Grun.	B	hb	i	-	aa			1			
<i>N. semifulum</i> Grun.	B Ep	i	ac	b-p	c		3	3	4	3	4
<i>N. sirilis</i> Krasske	B Ep	i	-	o-b	c		3	3	2	3	4
<i>N. soehrensii</i> Krasske var. <i>soehrensii</i>	Ep	hb	i	o	c					1	
<i>N. soehrensii</i> var. <i>muscicola</i> (Peters.) Krasske	Ep	hb	-	o	c					1	
<i>N. stroentii</i> Hust.	B	hl	-	o	c					1	
<i>N. submolesta</i> Hust.	L	hb	ac	-	-		1				1
<i>N. subrotundata</i> Hust.	B	hl	i	o	b			2	2	3	6
<i>N. subtilissima</i> Cl.	Ep	i	ac	o	c						
<i>N. tripunctata</i> (O. Müll.) Bory	Ep B	hl	al	b-a	c			2			
<i>N. unipunctata</i> Skv.	B	i	i	-	b		1				
<i>N. variostrata</i> Krasske	B	hb	al	o	c			1			
<i>N. veneta</i> Kütz.	B Ep	hl	al	a	c	x		4	3		2
<i>N. ventralis</i> Krasske	B	i	i	-	b				1		

Таксон	Характеристика таксонов					Распространение в озерах				
	Местообитание	Отношение к солености	Отношение к pH	Группа сапробиности	Географическая группа	Вашуткины озера	Харбейские озера	Бассейн Воркуты	Бассейн Усы	Бассейн Кары
<i>N. viridula</i> (Kütz.) Ehr. var. <i>viridula</i>	B	hl	al	b-a	c	x	1	1		1
<i>N. viridula</i> var. <i>linearis</i> Hust.	B	hb	al	b-a	c		1	1		
<i>N. vitabunda</i> Hust.	B	hb	al	b	b		1	1		
<i>N. vulpina</i> Kütz.	B	i	alb	b-a	b		1	3		
<i>Anomoeoneis brachysira</i> (Bréb.) Grun.	B	hb	ac	x	c			2	1	6
<i>Stauroneis agrestis</i> Peters.	B	-	-	-	b					1
<i>St. anceps</i> Ehr.	B	i	i	b	c	x	3	3	3	1
<i>St. dilatata</i> Ehr.	B	i	i	-	aa			1		
<i>St. neohyalina</i> Lange-Bert. et Kram.	B	i	al	o	b	x	1	2		
(= <i>St. anceps</i> var. <i>hyalina</i> Perag. et Brun)										
<i>St. kriegeri</i> Patr.	B	i	i	o	c			1		
<i>St. legumen</i> Ehr.	B	i	i	-	b			1		
<i>St. phoenicenteron</i> (Nitzsch) Ehr.	B	i	i	b	c	x	3	3	2	3
<i>St. phoenicenteron</i> f. <i>alaskana</i> Foged	B	-	-	-	c			1		
<i>St. producta</i> Grun.	B	mh	i	o	aa		1	1		
<i>St. prornula</i> (Grun.) Hust.	B	i	i	-	aa		1	1		
<i>St. siberica</i> (Grun.) Lange-Bert. et Kram.	B	i	al	o	c			1		
<i>St. smithii</i> Grun. var. <i>smithii</i>	B	i	al	o-b	b		2	3	1	1
<i>St. smithii</i> var. <i>sagitta</i> (Cl.) Hust.	B	hl	al	-	aa			1		
<i>St. thermicola</i> (Peters.) Lund	B	-	-	-	c			1		
<i>Gyrosigma acuminatum</i> (Kütz.) Rabenh.	B	i	al	b-a	c	x	2	2	2	
<i>G. spencerii</i> (Quek.) Griffith et Henfrey	B	i	i	-	c		1	1		
<i>Pinnularia acrosphaeria</i> Rabenh.	B	i	al	-	c		1	1		
<i>P. bogotensis</i> (Grun.) Cl.	B	hb	ac	o	c		1	1		
<i>P. borealis</i> Ehr.	B	i	ac	x-o	c		1	3	1	
<i>P. braunii</i> (Grun.) Cl.	B	hb	ac	x-o	c		1			
<i>P. brevissonii</i> (Kütz.) Rabenh.	B	i	ac	o-b	c		2	2	3	
<i>P. brevicostata</i> Cl.	B	hb	i	o	b		1	3	3	
<i>P. distinguenda</i> Cl.	B	hl	i	o	b		1	1		
<i>P. divergens</i> W. Sm.	B	hb	ac	o	c			1	1	
<i>P. fonticola</i> Hust.	B	i	i	-	b		1			
<i>P. gentilis</i> (Donk.) Cl.	B	i	i	-	c		1			
<i>P. gibba</i> Ehr. var. <i>gibba</i>	B	i	i	x	c		1	3	2	1
<i>P. gibba</i> var. <i>linearis</i> Hust.	B	i	i	-	b	x	1	1		
<i>P. gibba</i> var. <i>mesogonylla</i> (Ehr.) Hust.	B	i	i	-	b			1		

Таксон	Характеристика таксонов					Распространение в озерах					
	Место-обитание	Отношение к солёности	Отношение к рН	Группа сапробиности	Географическая группа	Вашуткины озера	Харейские озера	Бассейн Коротайхи	Бассейн Воркуты	Бассейн Усы	Бассейн Кары
<i>P. heptiptera</i> (Kütz.) Cl.	B	i	ac	o	c		2	3	1	3	
<i>P. ignobilis</i> (Kraske) Cl.-Euler	B	hb	-	-	aa		1	1	1	1	1
<i>P. intermedia</i> (Lagerst.) Cl.	B	i	i	o-x	aa			1	1		
<i>P. interrupta</i> W. Sm.	B	i	i	o	c	x	1	3	3	3	3
<i>P. interrupta f. minutissima</i> Hust.	B	i	i	o	c			3			
<i>P. karelica</i> Cl.	B	i	i	-	aa			1			
<i>P. lata</i> (Bréb.) W. Sm.	B	hb	ac	o	b			1			
<i>P. legumen</i> (Ehr.) Ehr.	B	hb	ac	o	c			1		1	
<i>P. maior</i> (Kütz.) Rabenh. var. <i>maior</i>	B	hb	i	b	c	x	1	1	2	2	
<i>P. maior</i> var. <i>transversa</i> (A. S.) Cl.	B	hb	i	-	c			1			
<i>P. mesolepta</i> (Ehr.) W. Sm. (syn. <i>P. mesolepta</i> var. <i>turbulenta</i> Cl.)	B	i	al	o	c	x	3	3	3	3	1
<i>P. microstauron</i> (Ehr.) Cl. var. <i>microstauron</i>	B	i	i	o	c			3	1		1
<i>P. microstauron f. biundulata</i> O. Müll.	B	i	i	o	c	x	2	3	1		1
<i>P. microstauron</i> var. <i>ambigua</i> Meist.	B	i	i	-	c	x	1	2			1
<i>P. nodosa</i> Ehr. var. <i>nodosa</i>	B	i	i	o	aa		2	3	2	3	
<i>P. nodosa</i> var. <i>constricta</i> A. May er	B	hl	i	-	aa						1
<i>P. pulchra</i> Oestr. var. <i>pulchra</i>	B	i	al	o	c		1	1			
<i>P. pulchra</i> var. <i>angusta</i> (Cl.) Kram.	B	i	-	-	b		1	1			
<i>P. rangoonensis</i> Grun.	B	hb	i	-	aa	x	1	1	1	3	1
<i>P. rupestris</i> Hantzsch	B	hb	i	-	b					2	
<i>P. semicrucifera</i> (Ehr.) A. Cl.	B	i	i	-	aa		1	1	1	3	
<i>P. stomatophora</i> Grun.	B	hb	ac	-	aa						
<i>P. streptoraphie</i> Cl.	B	hb	ac	-	c		1				
<i>P. subcapitata</i> Greg. var. <i>subcapitata</i>	B	hb	ac	x-o	c		3		1		2
<i>P. subcapitata</i> var. <i>paucistriata</i> Grun.	B	hb	ac	o	b	x	1	2		1	1
<i>P. subrostrata</i> (A. Cl.) Cl.-Euler	B	i	i	o	b		1	1	2	3	
<i>P. tabellaria</i> Ehr. var. <i>stauroneiformis</i> Temp. et Perag.	B	oh	-	-	-		1				
<i>P. viridis</i> (Nitzsch) Ehr. var. <i>viridis</i>	B	i	i	o-b	c	x	2	3	3	2	1
<i>P. viridis</i> var. <i>clevei</i> Meist.	B	i	-	-	c						1
<i>P. viridis</i> var. <i>commutata</i> (Grun.) Cl.	B	hb	i	-	b		1	2			
<i>Caloneis bacillum</i> (Grun.) Cl.	B	i	i	o-b	c		2	3	2	3	2
<i>C. hyalina</i> Hust.	L	hb	-	-	c					1	
<i>C. lanceollula</i> (Schulz-Danzig) Lange-Bert. et Witk.	B	i	al	b	c			1			

Таксон	Характеристика таксонов				Распространение в озерах						
	Место-обитание	Отношение к солености	Отношение к рН	Группа сапронности	Географическая группа	Вашуткины озера	Харбейские озера	Бассейн Коротайхи	Бассейн Воркуты	Бассейн Усы	Бассейн Кары
<i>C. leptosoma</i> (Grun.) Kram.	B	hb	i	o	c			2			
<i>C. molaris</i> (Grun.) Kram.	B	i	i	—	c		2	1			
<i>C. schumanniana</i> (Grun.) Cl.	B	i	al	o-b	c			1			
<i>C. silicula</i> (Ehr.) Cl. var. <i>silicula</i>	B	i	al	o-b	c	x	2	2	3	3	1
<i>C. silicula</i> var. <i>ventricosa</i> (Ehr.) Donk.	B	i	alb	o	c	x	2	2	1		
<i>C. sublinearis</i> (Grun.) Kram.	B	hb	—	—	c			1			
<i>C. tenuis</i> (Greg.) Kram.	B	hb	i	o	c		3	1	3	1	2
<i>C. undulata</i> (Greg.) Kram.	B	i	ac	o	aa			1			
<i>Diploneis boldtiana</i> Cl.	B	i	i	o	aa		1	2			
<i>D. elliptica</i> (Kütz.) Cl.	B	i	al	o	c	x	1	1	1		
<i>D. finnica</i> (Ehr.) Cl.	B	i	i	—	aa	x	1	3			
<i>D. marginestrata</i> Hust.	B	i	al	o	b		1	1			
<i>D. oblongella</i> (Naeg.) Cl.—Euler	B	hl	i	o	b	x?	2	1	2	2	2
<i>D. oculata</i> (Bréb.) Cl.	B	i	al	o-b	c		1	1	1		
<i>D. ovalis</i> (Hilse) Cl.	B	hl	al	x-b	c		1	3			
<i>D. parva</i> Cl.	B	i	i	—	aa	x	1				
<i>D. pseudovalis</i> Hust.	B	mh	al	—	c	x					2
<i>D. subovalis</i> Cl.	B	i	—	—	c		2	1	2	2	1
<i>Neidium affine</i> (Ehr.) Pfitzer var. <i>affine</i>	B	i	al	o	c	x		2			
<i>N. affine</i> var. <i>longiceps</i> (Greg.) Cl.	B	i	ac	o	aa			2			
<i>N. alpinum</i> Hust.	B	hb	ac	o	b		1	1	1	1	
<i>N. ampliatum</i> (Ehr.) Kram.	B	hb	i	—	c			1	2	2	
<i>N. bergii</i> (Cl.—Euler) Kram.	B	—	—	—	aa			1	1		
<i>N. bisulcatum</i> (Lagerst.) Cl.	B	hb	ac	o	b	x	3	3	3	3	3
<i>N. dilatatum</i> (Ehr.) Cl.	B	i	al	—	b			2	2	1	
<i>N. dubium</i> (Ehr.) Cl.	B	i	al	b-o	c	x	1	2	2	2	
<i>N. hercynicum</i> A. Mayer	B	hb	ac	—	b				1	1	
<i>N. hercynicum</i> f. <i>subrostratum</i> Wallace	B	hb	ac	—	b				1		
<i>N. hitchcockii</i> (Ehr.) Cl.	B	i	i	—	aa	x	1	1	2	1	
<i>N. iridis</i> (Ehr.) Cl. var. <i>iridis</i>	B	hb	i	o	c		1	2	1		
<i>N. iridis</i> var. <i>diminutum</i> (Pant.) Wisl. et Kolbe	B	i	i	o	b			1			
<i>N. ladogensis</i> (Cl.) Foged	B	i	i	—	aa	x	1	2			
<i>N. productum</i> (W. Sm.) Cl.	B	hb	ac	o-b	c		1	1			
<i>Amphipleura pellicuda</i> Kütz.	B	i	al	o-a	c	x	1	2	3		
<i>Berkeleya rutilans</i> (Trent.) Cl.	B	mh	al	—	b			2	1		

Таксон	Характеристика таксонов					Распространение в озерах				
	Местообитание	Отношение к колонистам	Отношение к pH	Группа сапробиности	Географическая группа	Вашутинские озера	Харбейские озера	Бассейн Короты	Бассейн Усы	Бассейн Кары
<i>Frustula crassinervis</i> (Bréb.) Lange-Bert et Kram.	B	hb	ac	x	aa			1	6	3
<i>F. rhomboides</i> (Ehr.) D. T.	B	hb	ac	x	aa			1	1	3
<i>F. vulgaris</i> Ehr.	B	hb	ac	x	aa			3	1	4
<i>F. vulgaris</i> (Thw.) D. T.	B	i	al	o	c		2	1		
Сем. Achnanthaceae Kütz.										
<i>Cocconeis neoditinnula</i> Kram.	Ep	hl	al	x-o	b			1		
<i>C. neothumensis</i> Kram.	Ep	i	al	o	aa			1		
<i>C. pediculus</i> Ehr.	Ep	hl	al	b	c		1			
<i>C. placentula</i> Ehr. var. <i>placentula</i>	Ep	i	al	b	c	x	3	3	4	1
<i>C. placentula</i> var. <i>euglypta</i> (Ehr.) Grun.	Ep	i	al	o-b	c	x	2	3	2	1
<i>C. placentula</i> var. <i>intermedia</i> (Héríb. et Perag.) Cl.	Ep	i	al	-	c	x		2	2	
<i>Achnanthes atacamae</i> Hust.	Ep	hl	-	-	c			2		
<i>A. biorelli</i> Germain	B Ep	i	i	x-o	b		3	3	3	
<i>A. borealis</i> A. Cl.	Ep	i	i	o	aa	x	3	3	1	2
<i>A. calcar</i> (Cl.) Cl.	Ep	i	i	o	aa		3	1		
<i>A. clevei</i> Grun.	Ep	i	al	b	c		3			
<i>A. coarctata</i> (Bréb.) Grun.	Ep	hl	i	x	c				1	
<i>A. conspicua</i> A. May er	Ep L	i	al	o	b			2		
<i>A. delicatula</i> (Kütz.) Grun. var. <i>delicatula</i>	Ep	mh	i	o	c		1	1	1	
<i>A. delicatula</i> var. <i>wislouchii</i> Poretzky	Ep	i	-	-	b			1		
<i>A. devlensis</i> Foged	Ep	i	-	-	aa		1	3		
<i>A. dispar</i> Cl.	Ep	hl	al	-	b			2		
<i>A. exigua</i> Grun. var. <i>exigua</i>	Ep	i	al	o-b	c			3		
<i>A. exigua</i> var. <i>baicalensis</i> Skv.	Ep	i	al	-	b			1		
<i>A. fragilarioides</i> Peters.	Ep	i	al	-	c	x	1	3	3	
<i>A. gracillima</i> Hust.	Ep	i	i	-	aa		2	3		
<i>A. hauckiana</i> Grun. var. <i>hauckiana</i>	L Ep	hl	al	-	c			1		
<i>A. hauckiana</i> var. <i>elliptica</i> Schulz	L Ep	hl	al	-	c			3		
<i>A. hauckiana</i> var. <i>rostrata</i> Schulz ex Hust.	L Ep	hl	al	o	b			1		
<i>A. hungarica</i> Grun.	Ep	hl	al	a-p	c		1			
<i>A. joursacense</i> Héríb.	Ep	i	al	x-b	aa	x	2	2	1	
<i>A. kryophilis</i> Peters.	Ep	hb	ac	x	aa		3	3	3	1
<i>A. lanceolata</i> (Bréb.) Grun. ssp. <i>lanceolata</i>	Ep	i	al	b-a	c	x	3	2	3	6
var. <i>lanceolata</i>										
<i>A. lanceolata</i> var. <i>lanceolata</i> f. <i>ventricosa</i> Hust.	Ep	i	al	x-b	c		1	3	2	3

Таксон	Характеристика таксонов					Распространение в озерах					
	Место-обитание	Отношение к солености	Отношение к рН	Группа сапробиности	Географическая группа	Вашуткины озера	Харбейские озера	Бассейн Коротайхи	Бассейн Воркуты	Бассейн Усы	Бассейн Кары
<i>A. lanceolata</i> ssp. <i>lanceolata</i> var. <i>haynaldii</i> (Schaarsch.) Cl.	Ep	i	al	x-b	c		1	2			
<i>A. lanceolata</i> var. <i>minuta</i> (Skr.) Shesh.	Ep	i	al	-	c			1			
<i>A. lanceolata</i> ssp. <i>rostrata</i> (Oestr.) Lange-Bert.	Ep	i	al	b	c	x	1	3			
<i>A. laterostrata</i> Hust.	Ep	i	i	x-o	aa		3	3	1	3	1
<i>A. levanderi</i> Hust.	Ep	i	i	-	aa					3	
<i>A. linearis</i> (W. Sm.) Grun.	Ep	i	i	x-o	c		6	6	6	3	3
<i>A. linearis</i> f. <i>curta</i> H.L.Sm.	Ep	i	i	o-b	c		3				
<i>A. lutheri</i> Hust.	Ep	i	ac	-	aa			1			
<i>A. marginulata</i> Grun.	Ep	hb	ac	o	aa			3	3		
<i>A. minutissima</i> Kütz. var. <i>minutissima</i>	Ep	i	al	o-b	c		6	6	6	3	1
<i>A. minutissima</i> var. <i>affinis</i> Lange-Bert.	Ep	i	i	o	b		1	3	1		1
<i>A. nodosa</i> A. Cl.	L Ep	i	i	o	aa		3	1			5
<i>A. oblongella</i> Oestr. (= <i>A. saxonica</i> Krasske)	Ep	hb	i	-	c			1			
<i>A. oestrupii</i> (Cl.-Euler) Hust.	Ep	i	i	o	aa		3	3		3	1
<i>A. peragalli</i> Brun et Hérib.	Ep	i	al	-	b	x?	3	3		3	
<i>A. pinnata</i> Hust.	L Ep	i	al	o	aa			3	2		
<i>A. cf. profunda</i> Skr.	Ep	oh	-	-	b			1			
<i>A. pusilla</i> D. T.	Ep	i	i	o-b	b		3	3	2		3
<i>A. rosenstockii</i> Lange-Bert. (= <i>A. biasoletiana</i> (Kütz.) Grun.)	Ep	hl	i	b	c		1	1			
<i>A. rossii</i> Hust.	Ep	hb	i	x	aa		3	3	1	3	
<i>A. subatomoides</i> (Hust.) Lange-Bert. et Arch.	Ep	hb	ac	o	aa		3	3	3	3	1
<i>A. suchlandtii</i> Hust.	Ep	hb	ac	o	aa		4	4	3	1	
<i>A. taeniata</i> Grun.	P Ep	mh	al	-	c		1	1	1		
<i>A. ventralis</i> (Krasske) Lange-Bert. (= <i>A. sublaevis</i> Hust.)	Ep	hb	ac	o	aa		3	3	2	2	
<i>Eucocconeis minuta</i> Cl.	Ep	hb	ac	x	aa		4	4	2	3	1
<i>E. onegensis</i> Wisl. et Kolbe	B	i	i	o	aa	x	1	2	2	2	
<i>E. poretzkyi</i> (Jasnitz.) Shesh.	Ep	-	-	-	-			3	1		
Cem. <i>Eunofaceae</i> Kütz.											
<i>Eunotia arcus</i> Ehr.	Ep	hb	i	o	c		3	3			3
<i>E. arcubus</i> Nörp-Schempp et Lange-Bert. (= <i>Eunotia arcus</i> var. <i>bidens</i> Grun.)	Ep	hb	ac	o	c		1	3	1	1	
<i>E. bidens</i> Ehr. (= <i>Eunotia praerupta</i> var. <i>bidens</i> (W. Sm.) Grun.)	L Ep	hb	ac	-	aa				3	1	

Таксон	Характеристика таксонов					Распространение в озерах					
	Место-обитание	Отношение к солёности	Отношение к pH	Группа сапробиности	Географическая группа	Вашуткины озера	Харбейские озера	Бассейн Коротайхи	Бассейн Воркуты	Бассейн Усы	Бассейн Кары
<i>E. bigibba</i> Kütz. var. <i>pumila</i> Grun.	Ep	i	ac	—	aa			1			
<i>E. bilunaris</i> (Ehr.) Mills var. <i>bilunaris</i>	L Ep	hb	ac	x-o	c	x	6	1	3	3	3
<i>E. bilunaris</i> var. <i>capitata</i> Aboal	L Ep	hb	ac	x-o	c	x	2	1	1	1	2
<i>E. bilunaris</i> var. <i>microphila</i> Lange-Bert. et Nörp.	L Ep	i	i	o	c		6	3	5	3	4
<i>E. crista-galli</i> Cl.	Ep	i	ac	—	aa		1				
<i>E. curtagnonowi</i> Nörp. —Schempp et Lange-Bert. (= <i>E. praerupta</i> var. <i>muscicola</i> Peters.)	L Ep	hb	ac	o	aa		2	1	1	1	
<i>E. diodon</i> Ehr.	Ep	hb	ac	x	aa			1	1		
<i>E. exigua</i> (Bréb. ex Kütz.) Rabenh. var. <i>exigua</i>	L Ep	hb	ac	x-o	c		2	1	3	2	3
<i>E. exigua</i> var. <i>bidens</i> Hust.	Ep	i	i	—	c			1			
<i>E. faba</i> Ehr.	Ep	hb	ac	o	aa		1	1	3	1	2
<i>E. fallax</i> A. Cl.	Ep	hb	ac	o	c		1	1			2
<i>E. flexuosa</i> (Bréb.) Kütz.	Ep	i	ac	o	c		3	2	2	3	
<i>E. formica</i> Ehr.	Ep	i	ac	—	c			1			
<i>E. glacialis</i> Meist.	L Ep	hb	ac	o	c		2	1	1		
<i>E. gracillima</i> (Kraske) Nörp. —Schempp (= <i>E. fallax</i> A. Cl. var. <i>gracillima</i> Kraske)	Ep	hb	ac	o	c						1
<i>E. hexaglyphis</i> Ehr. (= <i>E. polyglyphis</i> Grun.)	Ep	hb	ac	x-o	aa		1	3	1	1	1
<i>E. implicata</i> Nörp., Lange-Bert. et Alles (= <i>E. pectinalis</i> var. <i>minor</i> f. <i>impressa</i> (Ehr.) Hust.)	Ep	hb	ac	o-x	c		1	2	1		
<i>E. inflata</i> Nörp. —Schempp et Lange-Bert. (= <i>E. praerupta</i> var. <i>inflata</i> Grun.)	L Ep	hb	ac	o	aa			3	1	1	
<i>E. intermedia</i> (Kraske ex Hust.) Nörp. et Lange-Bert. (= <i>E. vanheurckii</i> Patr. var. <i>intermedia</i> (Kraske ex Hust.) Patr.)	Ep	hb	ac	—	b			2	2	2	
<i>E. kochelensis</i> O. Mül.	Ep	i	i	—	aa			1			
<i>E. melisteri</i> Hust.	Ep	hb	ac	o	aa		1		1	1	
<i>E. microcephala</i> Kraske var. <i>microcephala</i>	Ep	i	ac	o-x	b		2	3	3	3	3
<i>E. microcephala</i> var. <i>tridentata</i> (A. Mayer) Hust.	Ep	hb	ac	—	b		2	3	3	3	3
<i>E. minor</i> (Kütz.) Grun.	Ep	hb	ac	o-x	c		3	5	3		
<i>E. monodon</i> Ehr. var. <i>bidens</i> (Greg.) Hust.	L Ep	hb	ac	o	c		1				
<i>E. monodon</i> var. <i>flankensis</i> (Skv.) Shesh.	Ep	hb	ac	—	c						
<i>E. naegelii</i> Migula (= <i>E. alpina</i> (Naeg.) Hust.)	L Ep	hb	ac	o-x	aa		1	1	1	1	2
<i>E. nymaniana</i> Grun. (= <i>E. exigua</i> (Bréb.) Rabenh. var. <i>compacta</i> Hust.)	Ep	i	ac	x	c			2		2	

Таксон	Характеристика таксонов					Распространение в озерах				
	Место-обитание	Отношение к солености	Отношение к pH	Группа сапротности	Географическая группа	Вашуткины озера	Харейские озера	Бассейн Воркуты	Бассейн Усы	Бассейн Кары
<i>E. parallela</i> Ehr.	L Ep	i	ac	o-x	b		3	1	3	2
<i>E. pectinalis</i> (Dillw.?, O. Müll.?, Kütz.) Rabenh. var. <i>pectinalis</i>	L Ep	hb	ac	x	c		2	1		
<i>E. pectinalis</i> var. <i>undulata</i> (Ralfs) Rabench.	Ep	hb	ac	o	c		1	1	1	
<i>E. pectinalis</i> var. <i>ventralis</i> (Ehr.) Hust.	Ep	hb	ac	o	c		2	1		
<i>E. perminuta</i> Patr.	Ep	hb	ac	-	b					
<i>E. polydentula</i> (Brun) Hust.	Ep	hb	ac	x-o	c		1	2	1	1
<i>E. praerupta</i> Ehr.	L Ep	hb	ac	x-o	c		2	1	2	
<i>E. pseudopectinalis</i> Hust.	Ep	hb	ac	o	aa			1		
<i>E. revoluta</i> A. Cl.	Ep	hb	ac	o	aa		3	3	1	2
<i>E. septentrionalis</i> Oestr.	L Ep	i	ac	o	aa		3	1	2	2
<i>E. serra</i> Ehr. var. <i>tetraodon</i> (Ehr.) Nöirp.	L Ep	i	ac	o	aa			2		
<i>E. siberica</i> Cl.	Ep	i	-	-	b					
<i>E. sudetica</i> O. Müll.	Ep	hb	ac	x-o	aa		3	3	2	3
<i>E. tenella</i> Hust.	Ep	hb	ac	x-o	aa	x	1	2	1	5
<i>E. tinacria</i> Krasske	Ep	i	i	-	b			1		3
<i>E. triodon</i> Ehr.	L Ep	hb	ac	o	aa		1		1	
<i>E. valida</i> Hust.	L Ep	hb	ac	x-o	b		2			
<i>E. venenis</i> (Kütz.) O. Müll.	Ep	hb	ac	o	aa		1		5	3
<i>Peronia fibula</i> (Bréb. ex Kütz.) Ross	Ep	oh	ac	-	c			3		
Cem. Rhoicospheniaceae Mann										
<i>Rhoicosphenia abbreviata</i> (Ag.) Lange-Bert.	Ep	hl	al	b-a	c		3	1	1	
Cem. Cymbellaceae (Kütz.) Grun.										
<i>Cymbella acuta</i> A. S.	Ep	i	al	o	b			1		
<i>C. affinis</i> Kütz.	Ep	i	al	b	c	x		1	x	
<i>C. amphicephala</i> Naeg. var. <i>amphicephala</i>	Ep	i	i	o-b	b			1		
<i>C. amphicephala</i> var. <i>unipunctata</i> Brun	Ep	i	i	-	b		1			
<i>C. angustata</i> (W. Sm.) Cl.	Ep	i	i	o	aa			3		
<i>C. arctica</i> (Lagerst.) A. S.	Ep	hb	al	o	aa			1		1
<i>C. aspera</i> (Ehr.) Cl.	Ep	i	al	b-o	aa	x		1		
<i>C. caespitosa</i> (Kütz.) Brun	Ep	hl	-	b-a	c			1	1	
<i>C. capricornis</i> Skv.	Ep	i	i	-	b		1			
<i>C. cesatii</i> (Rabenh.) Grun.	Ep	i	i	x	aa			3		
<i>C. cistula</i> (Ehr.) Kirchn.	Ep	i	al	b	c	x	3	3	1	3
<i>C. cuspidata</i> Kütz.	Ep	i	al	o-a	c	x	2	1	1	1

Таксон	Характеристика таксонов					Распространение в озерах					
	Место-обитание	Отношение к солености	Отношение к pH	Группа сапробиности	Географическая группа	Вашутинские озера	Харейские озера	Бассейн Коротайхи	Бассейн Воркуты	Бассейн Усы	Бассейн Кары
<i>C. cymbiformis</i> Ag. var. <i>cymbiformis</i>	Ep	i	al	o-b	c	x	1	1			2
<i>C. cymbiformis</i> var. <i>nonpunctata</i> Font.	Ep	i	al	o-b	b	x	1	3	1		2
<i>C. delicatula</i> Kütz. var. <i>sibirica</i> Shesh.	Ep	-	-	-	b			1			
<i>C. dorsenotata</i> Oestr.	Ep	-	-	-	-			1			
<i>C. ehrenbergii</i> Kütz.	Ep	i	alb	o-b	c			1			
<i>C. eiginensis</i> Kram.	Ep	i	al	b	c	x	3	3	2	2	1
<i>C. gracilis</i> (Ehr.) Kütz.	Ep	hb	i	x	aa	x?	3	3	3	3	3
<i>C. hauckii</i> V. H.	Ep	i	i	-	b			1			
<i>C. hebridica</i> (Grun.) Cl.	Ep	i	ac	o	aa		1	1	2	3	2
<i>C. helmckeii</i> Kram.	Ep	i	al	o	b		1		1		
<i>C. helvetica</i> Kütz. var. <i>helvetica</i>	Ep	i	al	o-b	b		x	2			
<i>C. helvetica</i> Kütz. var. <i>curta</i> Cl.	Ep	i	al	x-o	c		1	1	1	1	
<i>C. heteropleura</i> (Ehr.) Kütz.	Ep	i	ac	o	aa			1			
<i>C. hillardii</i> Mang.	Ep	i	al	o	aa			1			
<i>C. hustedtii</i> Krasske	Ep	i	i	o	b			1			
<i>C. hybrida</i> Grun.	Ep	i	i	-	aa			1			
<i>C. laevis</i> Naeg.	Ep	i	ac	o	b			1			
<i>C. lanceolata</i> (Ehr.) Kirchn.	Ep	i	al	o-b	b	x	1	2	1		1
<i>C. lata</i> Grun. var. <i>lata</i>	Ep	i	i	-	aa			1			
<i>C. lata</i> var. <i>minor</i> Mölder	Ep	i	i	-	aa		2	3		1	
<i>C. latens</i> Krasske	Ep	oh	-	o	aa		3	1		x	
<i>C. leptoceros</i> (Ehr.) Kütz.	Ep	i	al	o	c			3			
<i>C. mesiana</i> Cholnoky	Ep	i	al	o	aa			3		1	
<i>C. microcephala</i> Grun.	Ep	i	al	b	c		3	6	5	3	3
<i>C. minuta</i> Hilse	Ep	i	al	o	c	x	4	1			
<i>C. navicula</i> Skv.	Ep	i	i	-	b	x?		1			
<i>C. naviculiformis</i> Auersw.	Ep	i	al	o-b	b	x	2	3	3	3	2
<i>C. obscura</i> Krasske	Ep	i	i	o	aa		1	1			
<i>C. obtusiuscula</i> Kütz.	Ep	i	i	o	b			1	1		
<i>C. paucistriata</i> A. Cl.—Euler	Ep	-	i	o	aa			2			
<i>C. perpusilla</i> A. Cl.	Ep	hb	ac	o	c			1			
<i>C. pusilla</i> Grun.	Ep	hl	i	b	c		1	3	2		1
<i>C. reichardtii</i> Kram.	Ep	-	i	-	aa			3			
<i>C. reinhardtii</i> Grun.	Ep	i	i	-	c			3			
<i>C. sinuata</i> Greg.	Ep	i	al	b	b	x	3	3	1	2	2

Таксон	Характеристика таксонов					Распространение в озерах					
	Место-обитание	Отношение к солености	Отношение к pH	Группа сапробиности	Географическая группа	Вашуткины озера	Харейские озера	Бассейн Коротайки	Бассейн Воркуты	Бассейн Усы	Бассейн Кары
<i>C. stuxbergii</i> Cl. var. <i>stuxbergii</i>	Ep	i	i	—	aa			1		x	
<i>C. stuxbergii</i> var. <i>intermedia</i> Wisl.	Ep	i	al	—	aa			1			
<i>C. subaequalis</i> Grun.	Ep	i	al	o	b		3	2		1	
<i>C. subcuspidata</i> Kram.	Ep	i	ac	o	aa		1	2	2	1	
<i>C. tartuensis</i> Mölder	Ep	i	i	—	b			1			
<i>C. tumida</i> (Bréb.) V. H.	Ep	i	al	b-a	b		1	1			
<i>C. tumidula</i> Grun.	Ep	i	i	o	b		1	1			
<i>C. tynni</i> Kram.	Ep	—	—	o	aa					2	
<i>Amphora copulata</i> (Kütz.) Schoem. et Arch. (= <i>Amphora libyca</i> Ehr.)	B	i	al	b	c		1	2	2	2	
<i>A. duseinii</i> Brun	B	oh	—	—	aa			1			
<i>A. ovalis</i> (Kütz.) Kütz.	B	i	al	o-b	c	x	1	2	1		
<i>A. pediculus</i> (Kütz.) Grun.	B	i	al	b-a	c	x	2	2	2	3	
<i>A. perpusilla</i> Grun.	B	i	i	o	b			1			
Сем. Gomphonemataceae (Kütz.) Grun.											
<i>Gomphonema acuminatum</i> Ehr. var. <i>acuminatum</i>	Ep	i	i	o-b	c	x	3	3	3	3	1
<i>G. acuminatum</i> var. <i>coronatum</i> (Ehr.) W. Sm.	Ep	i	al	o-b	c	x	1	3	2		
<i>G. angustatum</i> (Kütz.) Rabenh. var. <i>angustatum</i>	Ep	i	al	b-o	c		2	1	3		
<i>G. angustatum</i> var. <i>linearis</i> Hust.	Ep	i	al	—	c			1			
<i>G. angustatum</i> var. <i>undulata</i> Grun.	Ep	i	al	b	c		3	1	2	1	
<i>G. angustum</i> Ag.	Ep	i	i	x	b		2	1	3		
<i>G. augur</i> Ehr. var. <i>augur</i>	Ep	i	i	b-a	c						
<i>G. augur</i> var. <i>gaufieri</i> V. H.	Ep	i	al	b	aa			1			
<i>G. brebissonii</i> Kütz.	Ep	i	al	b	c	x	4	2	2	1	
<i>G. clavatum</i> Ehr.	Ep	i	al	b	c		3	3	1	2	
<i>G. duplispunctatum</i> Lange-Bert. et Reich.	Ep	i	i	o	aa		2	1			
<i>G. exilissimum</i> (Grun.) Lange-Bert. et Reich.	Ep	i	i	o	c		1	1	1	1	
<i>G. exiguum</i> Kütz.	Ep	mh	—	—	c		2				
<i>G. gracile</i> Ehr.	Ep	i	al	o-b	c		2	3	3	1	
<i>G. hebridense</i> Greg.	Ep	hb	—	o	aa			1	1	1	
<i>G. lagerheimii</i> A. Cl.	Ep	hb	i	o	aa		1		1		
<i>G. lanceolatum</i> Ehr.	Ep	i	al	o-b	b			1			
<i>G. micropus</i> Kütz.	Ep	i	i	b-a	c			1	3		1
<i>G. olivaceoides</i> Hust.	Ep	i	al	o	b		1	2			
<i>G. olivaceum</i> (Lyngh.) Kütz. var. <i>olivaceum</i>	Ep	i	alb	b	b	x	1	1		x	3

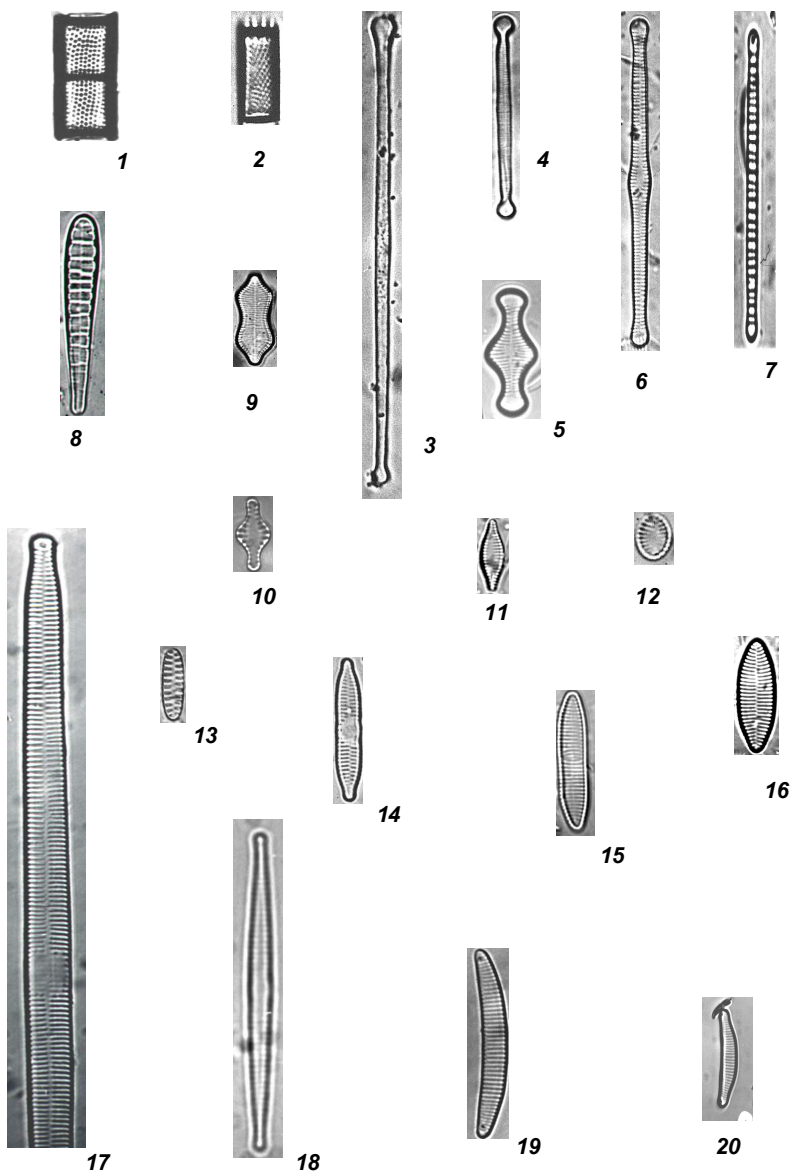
Таксон	Характеристика таксонов					Распространение в озерах					
	Место-обитание	Отношение к солесности	Отношение к рН	Группа сапроби-ности	Географическая группа	Вашуткины озера	Харейские озера	Бассейн Коротайхи	Бассейн Воркуты	Бассейн Усы	Бассейн Кары
<i>G. olivaceum</i> var. <i>calcareum</i> (Cl.) Cl.	Ep	i	al	b	b		2	1	2		2
<i>G. olivaceum</i> var. <i>minutissimum</i> Hust.	Ep	i	al	b	b			1			3
<i>G. parvulum</i> (Kütz.) Grun. var. <i>parvulum</i>	Ep	i	i	b	c		4	3	5	2	
<i>G. parvulum</i> var. <i>lagenula</i> (Kütz. ? Grun.) Hust.	Ep	i	i	—	c			1	1		
<i>G. parvulum</i> var. <i>subelliptica</i> Cl.	Ep	i	i	b	c			1	1		
<i>G. productum</i> (Grun.) Lange-Bert. et Reich.	Ep	i	i	b-a	c			1			
<i>G. pseudotenellum</i> Lange-Bert.	Ep	—	—	o	b					1	
<i>G. subtile</i> Ehr.	Ep	hb	ac	o	c		1				
<i>G. tackei</i> Hust.	Ep	—	—	—	b		3		1	1	
<i>G. trigonocephalum</i> Ehr.	Ep	i	al	b	o			2	1		
<i>G. truncatum</i> Ehr.	Ep	i	al	b	c	x	3	3	3	3	1
<i>G. turris</i> Ehr.	Ep	i	al	—	c			1			
<i>G. ventricosum</i> Greg.	Ep	i	i	x-o	aa			1	1	x	
<i>Didymosphenia geminata</i> (Lyngb.) M. Schmidt	Ep	i	i	x	aa	x	1	4			1
Сем. Epithemiaceae Grun.											
<i>Epithemia adnata</i> (Kütz.) Bréb. var. <i>adnata</i>	Ep	i	alb	b	c	x	3	4	3	2	3
<i>E. adnata</i> v. ar. <i>porcellus</i> (Kütz.) Patr.	Ep	i	al	b	c	x	3	3		1	2
<i>E. adnata</i> var. <i>saxonica</i> (Kütz.) Patr.	Ep	i	al	o-b	c	x	3	3	3		3
<i>E. argus</i> (Ehr.) Kütz.	Ep	i	al	o	c			1			
<i>E. hyndmanii</i> W. Sm.	Ep	i	al	o	b	x					
<i>E. cf. ocellata</i> Kütz.	Ep	hb	—	—	c			1			
<i>E. sores</i> Kütz.	Ep	hl	al	o-b	b	x	1	2			
<i>E. turgida</i> (Ehr.) Kütz. var. <i>turgida</i>	Ep	hl	al	b	b	x	3	3	1		3
<i>E. turgida</i> var. <i>granulata</i> (Ehr.) Grun.	Ep	hl	al	—	b		1	2			
<i>E. turgida</i> var. <i>zebrina</i> Rabenh.	Ep	hl	al	—	b			2			
<i>Denticula tenuis</i> Kütz.	L	i	i	x-o	b			1			
Сем. Rhopalodiaceae Topach.											
<i>Rhopalodia gibba</i> (Ehr.) O. Müll. var. <i>gibba</i>	Ep	i	al	o-b	c	x	3	3	3		1
<i>R. gibba</i> var. <i>ventricosa</i> (Ehr.) Grun.	Ep	i	al	o	b			1			
<i>R. parallela</i> (Grun.) O. Müll.	Ep	i	al	o	aa			1			
Сем. Bacillariaceae Ehr.											
<i>Nitzschia acicularis</i> W. Sm.	B P	i	al	a	c		3	3	3	1	1
<i>N. acula</i> Hantzsch	B	i	al	b	b			1	1		
<i>N. amphibia</i> Grun.	B	i	al	a	c			3	2		3
<i>N. amphicephala</i> Grun.	B	i	—	o	aa		1	1			

Таксон	Характеристика таксонов					Распространение в озерах					
	Место-обитание	Отношение к солености	Отношение к pH	Группа сапробиности	Географическая группа	Вашт-кины озера	Харбейские озера	Бассейн Коротайжи	Бассейн Воржухты	Бассейн Усы	Бассейн Кары
<i>N. angustata</i> (W. Sm.) Grun. var. <i>angustata</i>	B	i	al	a	c		3	3			
<i>N. angustata</i> var. <i>acuta</i> Grun.	B	i	i	b	b			2			
<i>N. angustata</i> var. <i>antiqua</i> (Schum.) A. Cl.	B	—	—	—	c		1				
<i>N. angustata</i> var. <i>curta</i> Grun.	B	i	i	—	c		3	2			
<i>N. aquaea</i> Wisl. et Poretzky	B	hb	—	o	b		1				
<i>N. behrei</i> Hust. (= <i>N. macilentata</i> Greg.)	B	mh	—	—	—			1			
<i>N. brevissima</i> Grun. (= <i>N. parvula</i> Lewis)	B	mh	i	b	c			1			
<i>N. capitellata</i> Hust.	B	hl	al	b-p	c			1			
<i>N. clausii</i> Hantzsch	B	mh	al	a-b	c			1			
<i>N. closterium</i> (Ehr.) W. Sm.	P	mh	al	—	c		1				
<i>N. communis</i> Rabenh. var. <i>communis</i>	B	i	al	b-a	c			1	1		
<i>N. communis</i> var. <i>abbreviata</i> Grun.	B	i	al	b	c		1	3		2	
<i>N. communis</i> var. <i>minuta</i> Bleisch	B	i	—	—	c		1	3			
<i>N. dissipata</i> (Kütz.) Grun.	B	i	al	b	c		2	3	3	1	1
<i>N. distans</i> Greg.	B	mh	—	—	—			1			
<i>N. dubia</i> W. Sm.	B	hl	al	b-a	c			1			
<i>N. fonticola</i> Grun. var. <i>fonticola</i>	B	i	alb	x-b	c		4	4	6	2	4
<i>N. fonticola</i> var. <i>balcanensis</i> (Skv.) I. Kiss.	B	—	—	—	c			1			
<i>N. frustulum</i> (Kütz.) Grun. var. <i>frustulum</i>	B	hl	al	b	c		4	3	3		2
<i>N. frustulum</i> var. <i>perminuta</i> Grun.	B	hl	al	b	b		4	3	3	3	2
<i>N. gandersheimensis</i> Krasske	B	hl	al	a	c			1			
<i>N. gracilis</i> Hantzsch var. <i>gracilis</i>	B	i	al	b	c		2	3	3		
<i>N. gracilis</i> var. <i>capitata</i> Wisl. et Poretzky	B	i	i	o	c		1	1			1
<i>N. gracilis</i> var. <i>minor</i> Skabitsch.	B	i	i	—	b		1	1	1		
<i>N. hantzschiana</i> Rabenh.	B	i	al	b	b		1	1			
<i>N. heufferiana</i> Grun. var. <i>heufferiana</i>	B	i	al	b	c		1	1			
<i>N. heufferiana</i> var. <i>elongata</i> Pant.	B	i	i	—	b		1	1			
<i>N. holsatica</i> Hust	P	i	i	b	c		1	1			
<i>N. hortenburgeriensis</i> Lange-Bert. (= <i>N. thermalis</i> var. <i>minor</i> Hilse)	B	hl	al	a	c		1	1		1	
<i>N. hustedtii</i> Shesh.	B	oh	—	—	b			1			
<i>N. inconspicua</i> Grun. (= <i>N. frustulum</i> var. <i>perpusilla</i> (Rabenh.) Grun.)	B	hl	al	b-a	b		1	3	3		2
<i>N. intermedia</i> Hantzsch	B	i	i	a-b	c			1			
<i>N. kutzingiana</i> Hilse	B	i	al	b	c			2	1		

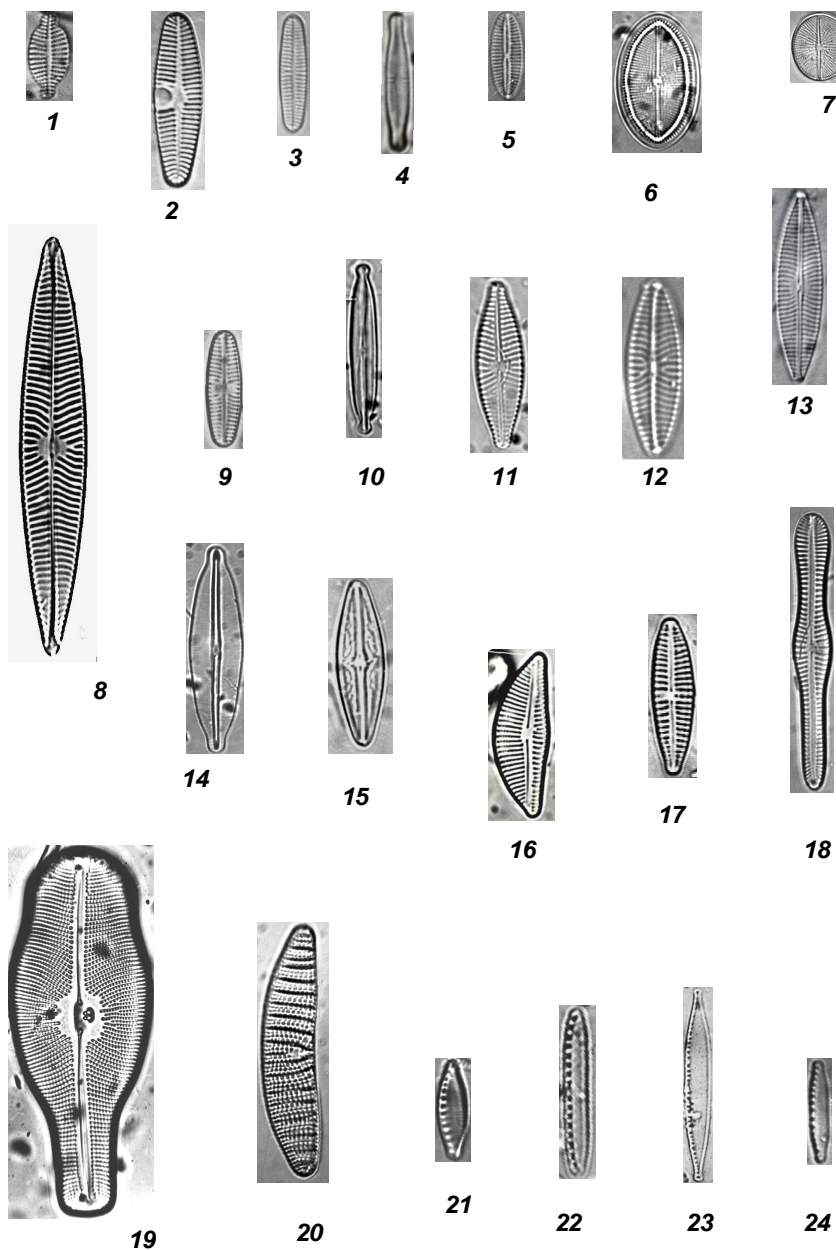
Таксон	Характеристика таксонов					Распространение в озерах					
	Место-обитание	Отношение к солености	Отношение к pH	Группа сапробиности	Географическая группа	Вашуткины озера	Харейские озера	Бассейн Коротайки	Бассейн Воркуты	Бассейн Усы	Бассейн Кары
<i>N. linearis</i> (Ag.) W. Sm. var. <i>linearis</i>	B	i	al	b-a	c		1	1		2	2
<i>N. linearis</i> var. <i>tenuis</i> (W. Sm.) Grun.	B	i	i	o-b	c			1			
<i>N. microcephala</i> Grun.	B	hl	al	a	c		3	3	5	3	1
<i>N. nana</i> V. H. (= <i>Nitzschia obtusa</i> W. Sm. var. <i>nana</i> V. H.)	B	mh	i	b	b			1			
<i>N. ostenfeldtii</i> Hust.	B	i	-	-	aa				1		
<i>N. palea</i> (Kütz.) W. Sm. var. <i>palea</i>	B	i	al	a	c		6	3	6	3	3
<i>N. palea</i> var. <i>capitata</i> Wisl. et Poretzky	B	i	i	b-a	c		2	1	3		3
<i>N. paleacea</i> (Grun.) Grun.	B	i	al	a-b	c			1	3		
<i>N. perminuta</i> (Grun.) Perag.	B	hl	al	b	c			1	1		
<i>N. recta</i> Hantzsch	B	i	al	b-a	c		2	3	1	1	
<i>N. signa</i> (Kütz.) W. Sm.	B	mh	al	b-a	c			1			
<i>N. sigmoidea</i> (Nitzsch) W. Sm.	B	i	al	b-a	c			1			
<i>N. sphaerophora</i> A. Cl.	B	-	-	-	-		1	1			
<i>N. sublinearis</i> Hust.	B	i	al	b	b		2	2			
<i>N. subtilis</i> Grun.	B	i	i	o	c			1			
<i>N. telezköensis</i> Shesh.	B	-	-	-	b			1			
<i>N. tibetana</i> Hust.	B	i	i	-	aa			1			
<i>N. umbonata</i> (Ehr.) Lange-Bert. (= <i>N. stagnorum</i> Rabenh.)	B	i	al	a	b		1	1			
<i>N. valdecostata</i> Lange-Bert. et Sim. (= <i>N. amphibia</i> var. <i>thermalis</i> Peters.)	B	mh	-	-	c			1			
<i>N. verrucularis</i> (Kütz.) Hantzsch	B	i	i	b	c		2	3	1	1	
<i>Hantzschia amphioxys</i> (Ehr.) Grun. var. <i>amphioxys</i>	B	i	al	a	c		1	1	1		3
<i>H. amphioxys</i> var. <i>major</i> Grun.	B	i	al	a	c			1			
<i>H. amphioxys</i> var. <i>vivax</i> (Hantzsch) Grun.	B	i	al	-	c			1			
<i>Bacillaria paxillifer</i> (O. Müll.) Hendey Сем. Surirellaceae Kütz.	P	mh	al	b-a	c			1			
<i>Surirella angusta</i> Kütz.	B	i	al	b	c		1	1	2	1	1
<i>S. biseriata</i> Bréb. var. <i>biseriata</i>	B	i	al	b	c			1			
<i>S. biseriata</i> var. <i>constricta</i> Grun.	B	i	i	b	c		1	1			
<i>S. brebissonii</i> Kram. et Lange-Bert.	B	i	al	b	c				1		1
<i>S. elegans</i> Ehr.	B	i	i	-	c		1	1			
<i>S. gracilis</i> Grun.	B	i	ac	-	c		2	1			

Таксон	Характеристика таксонов					Распространение в озерах					
	Место-обитание	Отношение к соли-ности	Отношение к рН	Группа сапроби-ности	Географическая группа	Вашуткины озера	Харбейские озера	Бассейн Коротайхи	Бассейн Воркуты	Бассейн Усы	Бассейн Кары
<i>S. linearis</i> W. Sm. var. <i>linearis</i>	B	i	ас	b	b	x	1	1		1	
<i>S. linearis</i> var. <i>constricta</i> (Ehr.) Grun.	B	i	ас	b	b		1	1			
<i>S. minuta</i> Bréb.	B	i	ал	b	c		1	1	1		3
<i>S. robusta</i> Ehr.	B	hb	i	b	b		1				
<i>S. splendida</i> (Ehr.) Kütz.	B	i	i	b	b			1			
<i>S. tenera</i> Greg. var. <i>tenera</i>	B	i	ал	b-o	c	x		1		1	
<i>S. tenera</i> var. <i>nervosa</i> A. S.	B	i	ал	—	c					2	
<i>S. turgida</i> W. Sm.	B	i	i	o-b	b	x	1			1	
<i>Cymatopleura elliptica</i> (Bréb.) W. Sm.	B	i	ал	b-o	b	x					1
<i>C. elliptica</i> f. <i>subconstricta</i> Grun.	B	i	ал	—	b						1
<i>C. solea</i> (Bréb.) W. Sm.	B	i	ал	b-a	c	x		1			1
<i>Campylodiscus</i> sp.	B	—	—	—	—	x					
<i>Stenopterobla capitata</i> (Font.) Lange-Bert. et Metz.	L	hb	ас	o	b				3		
<i>S. delicatissima</i> (Lewis) Bréb.	B	hb	ас	x-o	c					1	

Широко распространенные диатомовые водоросли
в озерах востока Большеземельской тундры



Фототаблица 1.



Фототаблица 2.



ФОТОТАБЛИЦА 1

1 – *Aulacoseira islandica*, 2 – *A. subarctica*, 3, 4 – *Asterionella formosa*, 5 – *Tabellaria flocculosa*, 6 – *T. fenestrata*, 7 – *Diatoma elongatum*, 8 – *Meridion circulare*, 9 – *Fragilaria constricta*, 10 – *F. construens*, 11 – *F. construens* f. *subsalina*, 12 – *F. construens* f. *venter*, 13 – *F. pinnata*, 14 – *F. vaucheriae*, 15 – *F. virescens*, 16 – *F. virescens* var. *oblongella*, 17 – *F. ulna*, 18 – *F. rumpens*, 19 – *Eunotia bilunaris* var. *mucophila*, 20 – *E. minor*.

Масштабная линейка – 10 мкм.

ФОТОТАБЛИЦА 2

1 – *Achnanthes laterostrata*, 2 – *A. lanceolata*, 3 – *A. linearis*, 4 – *A. minutissima*, 5 – *A. suchlandtii*, 6 – *Cocconeis placentula*, 7 – *Navicula pseudoscutiformis*, 8 – *N. radiosa*, 9 – *N. seminulum*, 10 – *N. subtilissima*, 11, 12 – *N. veneta*, 13 – *N. cryptocephala*, 14 – *Frustulia crassinervia*, 15 – *Anomoeoneis brachysira*, 16 – *Cymbella minuta*, 17 – *Gomphonema parvulum*, 18 – *G. brebissonii*, 19 – *Didymosphenia geminata*, 20 – *Epithemia adnata*, 21 – *Nitzschia fonticola*, 22 – *N. frustulum* var. *perminuta*, 23 – *N. palea*, 24 – *N. microcephala*.

Масштабная линейка – 10 мкм.

ОГЛАВЛЕНИЕ

От редактора	3
Введение	4
1. История исследований диатомовых водорослей в водоемах восточноевропейских тундр	6
2. Характеристика природных условий района исследований ...	12
2.1. Географическое положение и климатические особенности	12
2.2. Гидрология и гидрохимия озер	17
3. Материалы и методы исследований	25
3.1. Районы исследований и материал для изучения	25
3.2. Методы сбора, обработки и анализа диатомовых водорослей	30
4. Общая характеристика диатомовых комплексов в озерах	39
4.1. Фитопланктон	39
4.2. Фитоперифитон	52
4.3. Фитобентос	75
5. Таксономический анализ состава диатомовых водорослей	89
5.1. Флористическое богатство и систематическое разнообразие	89
5.2. Систематическая структура	93
6. Эколого-географический анализ флоры	101
6.1. Экологический анализ	101
6.2. Географический анализ	108
7. Неоднородность разнообразия и структуры комплексов диатомовых водорослей	115

7.1. Особенности состава и структуры диатомовых в озерах разного типа	115
7.2. Особенности диатомовых комплексов в озерах разных районов	117
Заключение	128
Литература	132
Приложение 1. Сводный список диатомовых водорослей озер востока Большеземельской тундры	148
Приложение 2. Таблицы микрофотографий	169

ДЛЯ ЗАМЕТОК

ДЛЯ ЗАМЕТОК

Научное издание

Стенина Ангелина Степановна

**ДИАТОМОВЫЕ ВОДОРОСЛИ (BACILLARIOPHYTA)
В ОЗЕРАХ ВОСТОКА БОЛЬШЕЗЕМЕЛЬСКОЙ ТУНДРЫ**

*Рекомендовано к изданию ученым советом
Института биологии Коми НЦ УрО РАН*

Редактор О.А. Гросу
Оригинал-макет Е.А. Волкова
Художник О.В. Велегжанинов

Лицензия № 0047 от 10.01.99.

Компьютерный набор. Подписано в печать 7.12.2009. Формат 60×90^{1/16}.
Бум. офсетная. Печать офсетная. Уч.-изд. л. 11.5. Усл. печ. л. 11.0.
Тираж 300. Заказ 49.

Информационно-издательский отдел Коми научного центра УрО РАН.
167982, ГСП, г. Сыктывкар, ул. Первомайская, 48.